ENCYCLOPÉDIE DES SCIENCES

BIOLOGIE III

GRANGE BATELIÈRE

GRANDE ENCYCLOPÉDIE ALPHA DES SCIENCES ET DES TECHNIQUES

BIOLOGIE

III

GRANGE BATELIÈRE, PARIS - ÉDITIONS KISTER, GENÈVE - ÉRASME, BRUXELLES-ANVERS



Publiée sous le haut patronage de :
Messieurs les professeurs :
Jean DORST, membre de l'Institut,
Charles FEHRENBACH, membre de l'Institut,
Roger HEIM, membre de l'Institut,
Monsieur l'amiral André JUBELIN,
Messieurs les professeurs :
Pierre LÉPINE, membre de l'Institut,
Louis LEPRINCE-RINGUET, de l'Académie française,
Jean-François LEROY, professeur au Muséum national d'histoire naturelle,
Henri NORMANT, membre de l'Institut,
Monsieur Jacques PICCARD, docteur ès sciences h.c.

Réalisation — IDÉES ET ÉDITIONS
16, avenue de Friedland, 75008 Paris

Comité de direction — Cristobal de ACEVEDO,
Simone DEVAUX,
Uberto TOSCO.

Rédaction — Patrick PHLIPONEAU, Françoise MENU,
Marie-Noëlle RENARD, Vanina DORÉ.

Recherche de l'illustration — Mathilde RIEUSSEC.

Mise en pages — Tito TOPIN et Serge BROCHE.

Illustrations techniques — Richard COLIN.

Coordinateur des dessins — Mario LOGLI.

Fabrication — Sylvie MARCHAND, Jocelyne DUCHESNE,
Jocelyne TÉPÉNIER.

Directeur de la publication — J.-P. BRÉVOST.

Ph. Marka

Ont collaboré à ce volume :

pour la biogéographie :

A. BEAUMONT, pour la distribution géographique des animaux.

M. GUÉDÈS, pour la distribution géographique des végétaux.

pour l'écologie :

E. DUHOUX, pour les milieux d'eau douce.

J.-C. GODINEAU, pour le milieu marin.

A. GRJEBINE, pour le milieu terrestre p. p. (forêts tropicales, savanes, steppes, déserts).

J.-J. LAZARE, pour les communautés.

C. SOUCHON, pour les facteurs écologiques, l'écologie des populations, l'écosystème et son fonctionnement, les cycles biogéochimiques, le milieu terrestre p. p., l'écologie appliquée à la gestion des ressources naturelles.

pour l'éthologie :

G. RICHARD.

pour la paléobiogéographie :

A. BEAUGRAND, F. DENIEL, G. PLAZIAT, D. TURKI ZAGHBIB et L. VAN EGROO.

pour l'évolution :

A. TÉTRY.

pour l'homme et l'évolution humaine :

J.-L. HEIM.

pour la préhistoire :

L. BALOUT.



Ostman - J. R. Simon

LA BIOGÉOGRAPHIE

Distribution géographique des animaux

Chaque espèce animale ou végétale occupe actuellement à la surface du globe une *aire de répartition* dont les limites sont imposées par des facteurs du milieu qui s'opposent à son extension. La délimitation de ces aires spécifiques constitue un premier aspect, dit *chorologique,* de la *biogéographie,* science de la distribution géographique des êtres vivants. Mais dans son aire de répartition, chaque espèce cohabite avec d'autres espèces animales ou végétales rassemblées par l'attraction qu'exercent sur elles certains facteurs du milieu. L'étude de ces *communautés* d'organismes du point de vue de leur composition taxonomique, de leur extension géographique, de leur origine et de leur évolution constitue un deuxième aspect, dit *biocœnotique,* de la biogéographie.

Les régions biogéographiques continentales

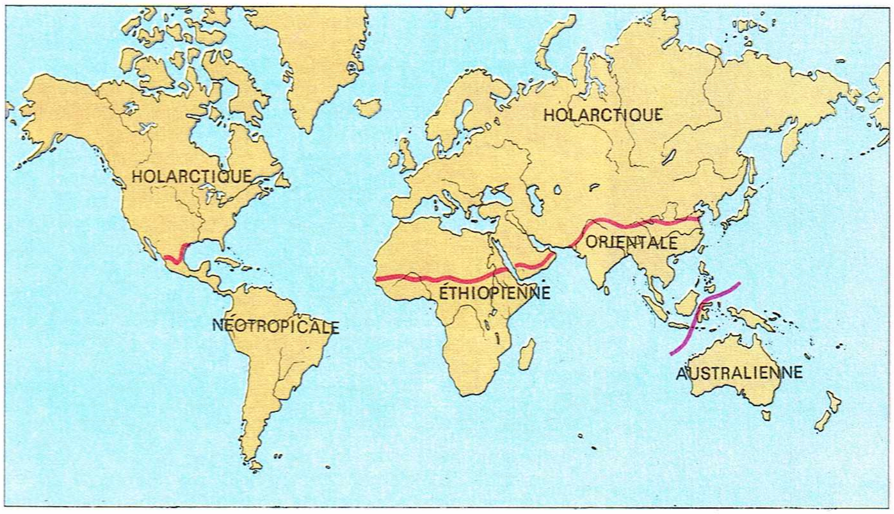
S'il était possible de porter sur une même carte toutes les aires spécifiques connues, on constaterait que leur distribution n'est pas quelconque. Il apparaitrait des territoires où les limites sont rares, séparés par des zones où elles sont particulièrement nombreuses. Ces dernières zones, critiques, marquent les limites de territoires dont le peuplement animal et végétal présente une certaine similitude, caractérisée par la présence exclusive ou quasi exclusive de certaines unités taxonomiques (espèces, genres, voire familles et même ordres). La surface du globe est ainsi partagée en grandes régions biogéographiques continentales et maritimes. La définition des régions maritimes, délicate et peu nette, ne sera pas envisagée ici. Par contre, trois grandes régions biogéographiques continentales : l'Arctogée, la Néogée et la Notogée, sont généralement acceptées ; elles sont, à leur tour, subdivisées en territoires d'étendue plus restreinte.

● L'*Arctogée* comprend trois grandes régions :

— La *région holarctique,* ou *boréale,* couvre classiquement les terres situées au nord du tropique du Cancer (Amérique du Nord, Afrique au nord de l'Atlas, Eurasie au nord de l'Himalaya). Elle est caractérisée par l'absence complète de groupes zoologiques entiers, qui semblent exclus surtout par le climat : Mammifères Édentés, Proboscidiens, Lémuriens, Reptiles Crocodiliens, Amphibiens Apodes. Les singes et les Marsupiaux sont à peine représentés, les Reptiles sont relativement rares. Par contre, sont caractéristiques : les Urodèles, plusieurs Rongeurs

▲ *La* **biogéographie** *est la science de la distribution géographique des êtres vivants ; ici, un castor,* **Rongeur** *représentatif de la* **région holarctique.**

▼ *Planisphère des régions zoogéographiques.*





Bruce Coleman - S. C. Bisserot



T. Sacco

▲ *A gauche, le paon* **(Pavo cristatus)** *est un Phasianidé type* **de la région indo-malaise** *ou orientale. A droite, un lama guanaco* **(Lama huanachus),** *herbivore caractéristique* **de la région néotropicale** *(chaînes andines).*

▼ **La région éthiopienne** *ou africano-malgache couvre l'Afrique au sud de l'Atlas et Madagascar; elle possède en propre une famille d'Oiseaux, les touracos : ici,* **Turacus leucotis.**



J. Markham

(castors et *Ochotona*) et Insectivores (taupes), les esturgeons, les saumons et les brochets parmi les Poissons; les grands Ongulés n'y étaient pas rares avec des Équidés (chevaux, ânes), divers Suidés, Bovidés, Ovidés, Cervidés et Camélidés, mais très peu d'antilopes; les grands Carnivores sont surtout des Ursidés et des Canidés; les Téléostéens Cyprinidés dominent en eaux douces.

Cette région se subdivise en sous-régions *arctique* (Amérique du Nord et Eurasie), *euro-sibérienne, aralo-caspienne* et *chinoise* (Eurasie), *sonorienne, est-* et *ouest-américaines* (Amérique du Nord), *méditerranéenne.*

— La *région indo-malaise,* ou *orientale,* couvre tout le Sud-Est asiatique (Indes, Indochine, Malaisie) au sud de l'Himalaya. Ses limites occidentales et surtout orientales sont floues et discutées : classiquement, on admet que la ligne Wallace la sépare des Philippines, des Célèbes et de Lomboch, régions rattachées à la région australienne. Elle partage avec l'Afrique de nombreux groupes zoologiques : pangolins, rhinocéros, éléphants, Bovidés, Lémuriens; les espèces sont toutefois différentes, et l'on n'y connaît aucune antilope. Elle possède aussi en propre un important contingent de représentants dont les phylums se sont développés dans la région holarctique, au Tertiaire, et qui ont été refoulés dans le Sud-Est asiatique par le refroidissement du climat : gibbons, tarsiers, galéopithèques. La facilité des communications avec la région holarctique explique également la présence de genres communs ou apparentés : ours, sangliers, buffles, cerfs. Parmi les Oiseaux, les Gallinacés sont importants, notamment les Phasianidés (faisans, paons, coqs). On trouve encore beaucoup de Reptiles (parmi lesquels les gavials et les dragons volants sont à peu près endémiques), ainsi que des Amphibiens, mais pas d'Urodèles.

— La *région éthiopienne,* ou *africano-malgache,* couvre l'Afrique au sud de l'Atlas et Madagascar. Elle présente des affinités fauniques faibles avec l'Amérique du Sud, mais marquées avec l'Asie tropicale du fait de la permanence de leurs communications terrestres, dont l'isthme de Suez n'est plus qu'un étroit vestige.

Les régions africaines de forêt dense, aujourd'hui localisées au voisinage de l'équateur et très isolées des forêts tropicales asiatiques, étaient reliées à celles-ci au Tertiaire par un pont forestier au Proche-Orient, aujourd'hui disparu. D'où la présence de nombreuses familles communes, comme les singes Anthropomorphes, les Lémuriens Lorisinés, les pangolins, les chevrotains, les éléphants, mais avec peu de genres et surtout d'espèces communes. L'isolement ancien des deux régions se traduit également par l'absence de certains groupes dans l'une ou l'autre. Ainsi, l'Afrique tropicale forestière a en propre une famille d'écureuils, les anomalures, une famille d'Oiseaux, les touracos, et est également riche en tisserins et pies-grièches.

Contrairement aux régions forestières, les immenses régions de steppes et de savanes africaines ont été en continuité avec celles d'Asie jusqu'au Pléistocène récent, c'est-à-dire jusqu'à la désertification postglaciaire du Sahara et du Proche-Orient. D'où des affinités très nettes que présentent divers Ongulés des deux continents : antilopes, rhinocéros, éléphants, et le guépard. Cependant, la faune des savanes africaines est riche en groupes endémiques : babouins, girafes, okapis, zèbres, hippopotames, oryctéropes, potamogales. Il s'agit d'une endémicité relictuelle : la répartition de certains de ces animaux a été beaucoup plus large (girafes connues au Pliocène inférieur en Chine, en Inde, en Iran et en Grèce).

● La *Néogée,* ou région *néotropicale,* correspond à l'Amérique centrale et du Sud. Son originalité faunique est liée à son isolement de l'Amérique du Nord (et peut-être aussi de l'Antarctique et de l'Afrique) du début du Tertiaire jusqu'au Pliocène, et à son rattachement à l'Amérique du Nord au Pliocène par un pont intercontinental, dont l'isthme de Panama est le témoin actuel. Au cours de son long isolement, des formes nouvelles sont apparues et sont restées localisées à l'Amérique du Sud (Mammifères Édentés Xénarthres, singes Platyrhiniens); des phylums particuliers de certains groupes se sont épanouis (Notongulés, Litopternes, presque inconnus en Amérique du Nord). Au Pliocène, ce peuplement archaïque et original a été perturbé par l'invasion d'une faune holarctique comprenant beaucoup de Carnivores, (comme les jaguars et les pumas), les tapirs, les lamas (guanacos et vigognes), les pécaris, des Cervidés, des ours, les coatis. Cet apport a été suivi d'un appauvrissement spectaculaire de la faune autochtone, dû en partie à une concurrence avec des groupes ayant les mêmes niches écologiques.

En conclusion, la Néogée ne présente pas de Ruminants cavicornes, de rhinocéros, de hyènes, de Viverridés; les Insectivores y sont rares. Parmi les Poissons, les Cyprinidés, si répandus ailleurs, manquent totalement.

● La *Notogée* englobe surtout la région australienne (Australie, Nouvelle-Guinée, Moluques et Célèbes), à laquelle on peut rattacher quelques régions insulaires pacifiques discutées (néo-zélandaise, polynésienne et hawaïenne) et une région antarctique.

La *région australienne* est caractérisée par son isolement géographique ancien, qui remonte au moins au début du Tertiaire, et par un plateau continental commun et peu profond : la plate-forme du Sahul, qui fut émergée

au Pliocène et au Pléistocène et permit des apports d'éléments fauniques indo-malais. De cet isolement, la région australienne a gardé une faune archaïque et fortement endémique, caractérisée par les Mammifères Monotrèmes et Marsupiaux, les oiseaux-lyres et l'émeu, les lézards Apodes Pygopidés et le Dipneuste *Neoceratodus*.

La *Nouvelle-Zélande,* qui n'a jamais été reliée à l'Australie, a subi un isolement prolongé qui se traduit par une très forte endémicité de la faune : citons, entre autres, les Reptiles Rhynchocéphales représentés par le seul *Hatteria* et les Oiseaux Ratites (kiwi, *Dinornis* subfossile).

La *région antarctique* recouvre les terres situées au-delà de 45° de latitude sud, c'est-à-dire les îles océaniques australes (Kerguelen, Amsterdam, Tristan da Cunha, Géorgie du Sud, Falkland, etc.), le sud de la Patagonie et le continent antarctique. Elle est caractérisée par un endémisme marqué et surtout par une très grande pauvreté comparativement aux terres arctiques.

Les communautés d'organismes

Les organismes de notre biosphère vivent en commun, formant des ensembles plus ou moins complexes où cohabitent animaux, végétaux et micro-organismes liés par un réseau d'interactions. Le terme de *biocœnose* a été créé par Mobius, en 1877, pour désigner un groupement d'êtres vivants « rassemblés par l'attraction qu'exercent sur eux les divers facteurs du milieu ». Une biocœnose est caractérisée par une composition faunique et floristique déterminée, et occupe un espace défini, appelé *biotope*. La biocœnose et son biotope sont deux éléments inséparables qui réagissent l'un sur l'autre pour produire un système plus ou moins stable, appelé *écosystème*. Ce terme peut être appliqué à des biocœnoses et des biotopes d'extensions géographiques très variables : un tronc d'arbre mort de nos forêts est un *micro-écosystème ;* la forêt à laquelle ce tronc d'arbre appartient est un *méso-écosystème ;* l'ensemble des forêts à feuilles caduques est un *macro-écosystème,* ou *formation,* ou encore *biome ;* l'ensemble des formations terrestres (forêts de toutes sortes, formations herbacées, toundras, déserts) est un *méga-écosystème,* ou *communauté*. Nous envisagerons ici successivement les communautés terrestres, marines et d'eaux douces.

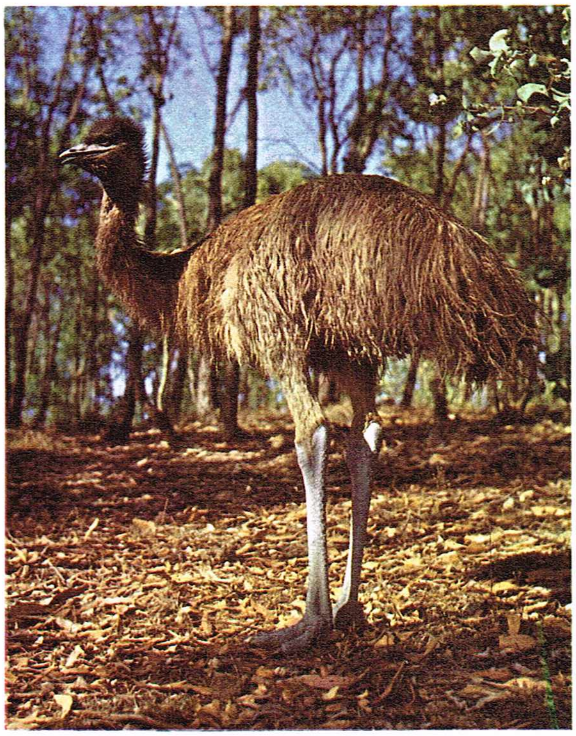
Seront données les caractéristiques essentielles de ces communautés, notamment en ce qui concerne leur composition faunique. Dans le chapitre consacré à l'écologie, nous reviendrons sur ce sujet sous la rubrique « Les grands biomes et leur fonctionnement en tant qu'écosystèmes ».

Milieux et communautés terrestres

Le milieu terrestre en général est relativement peu favorable à la vie animale. Il exige en effet : une rigidité du corps suffisante pour vaincre la pesanteur ; la capacité de respirer l'air atmosphérique ; une certaine souplesse d'adaptation à la sécheresse et aux variations de température ; une fécondation interne et un développement sans larves aquatiques. Ces exigences sont remplies dans quatre groupes zoologiques : les *Vertébrés Amniotes* (Reptiles, Oiseaux, Mammifères), les *Arthropodes* (sauf les Crustacés), les *Gastéropodes Pulmonés* et les *Annélides Oligochètes*. Toutefois, bien d'autres groupes zoologiques ont des représentants terrestres apparentés à des genres ou des espèces aquatiques : divers Planaires, Némertes, Hirudinés des régions tropicales humides, certains Gastéropodes Prosobranches (Cyclostomes), quelques Crustacés et divers Amphibiens vivipares (salamandre noire des Alpes) ou ovipares à développement direct (hylode de la Martinique). Enfin, certains animaux terrestres à l'état adulte conservent une ponte et un développement larvaire en milieu aquatique : les Amphibiens et certains Crustacés Décapodes exotiques (les crabes *Geocarcinus* et *Cardisoma,* les pagures *Birgus* et *Cenobita,* l'écrevisse *Engaeus*).

Les forêts

Ce sont des formations végétales fermées, c'est-à-dire couvrant le sol d'une façon continue au niveau des couronnes des arbres, sans laisser voir de taches de sol nu. La *végétation* se présente en *trois strates principales :* une strate supérieure, *arborescente,* une strate moyenne, *arbustive,* et une strate inférieure, *herbacée*. Le sol fores-



◀ ***L'émeu, unique représentant de la famille des Dromicéiidés, habite exclusivement*** **la région australienne.**

Bruce Coleman - J. Burton

tier reçoit un apport continu ou saisonnier de feuilles et de débris végétaux morts, qui se décomposent sur place en produisant un *humus* caractéristique des essences productrices.

La faune des forêts s'est adaptée à ces conditions écologiques particulières. Si la voûte éclairée de la strate arborescente est richement peuplée d'Insectes, d'Oiseaux, de Mammifères adaptés à la vie arboricole, le peuplement animal de la surface du sol est peu dense et pauvre en grands Mammifères ; en revanche, la litière végétale et les sols forestiers sont très riches en détritivores (Oligochètes, Arthropodes divers), qui transforment plus de débris végétaux en humus qu'ils n'en consomment.

● *Les forêts tropicales*. Elles sont actuellement réparties en trois vastes domaines chevauchant l'équateur.

La *forêt du bassin de l'Amazone* est l'une des plus grandes du monde (7 millions de km²) ; elle est plus étendue au sud qu'au nord de l'équateur ; à l'ouest, elle vient buter contre les chaînes andines, qu'elle gravit jusqu'à 2 000 m d'altitude.

La *forêt d'Afrique occidentale et centrale,* presque entièrement située au nord de l'équateur, est subdivisée en deux blocs par les savanes du Dahomey : la forêt guinéenne à l'ouest et la forêt congolaise à l'est.

La *forêt indo-malaise* est morcelée en plusieurs domaines : le pourtour de la plaine birmane, les côtes du Vietnam, Sumatra, Java, Bornéo, les Philippines, la Nouvelle-Guinée, le nord-est de l'Australie.

Le *climat* est caractérisé par la constance de la température, de l'ordre de 25 °C, et une humidité élevée, liée à une pluviosité énorme toujours supérieure à 1,50 m, répartie sur toute l'année au niveau de l'équateur, sur quelques mois seulement de part et d'autre de celui-ci.

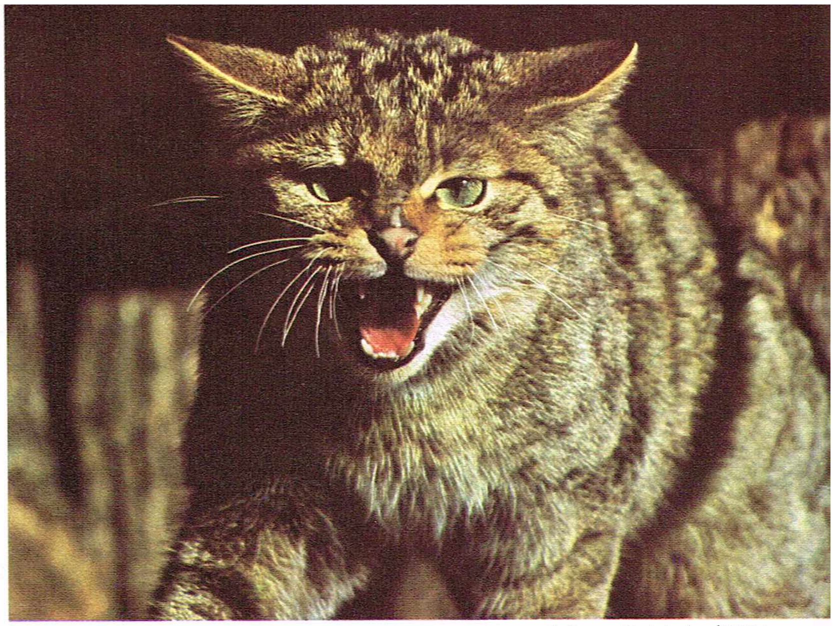
La *végétation* y est d'une richesse exceptionnelle. Alors qu'il n'y a qu'une cinquantaine d'espèces d'arbres en France, il en existe 600 en Côte-d'Ivoire, 1 000 au Parana, 2 500 en Amazonie et 3 000 en Insulinde. Ils se répartissent à tous les niveaux, les plus grands émergeant isolément de la masse jusqu'à une hauteur de 40 à 50 m. La strate arbustive est mal individualisée et la strate herbacée assez clairsemée du fait de la densité du couvert, qui laisse pénétrer moins de 1 % de la lumière (Fougères, Graminées).

La *faune* est abondante et variée. Elle est surtout localisée à la voûte éclairée (couronnes d'arbres, lisières et bords des cours d'eau) aux dépens du sous-bois sombre : d'où une *vie arboricole dense* qu'on ne retrouve dans aucune autre forêt.

— Les *Mammifères arboricoles* et frugivores sont représentés essentiellement par les Primates, à mains



A. Visage - Jacana



Arthus - Bertrand - Jacana

▲ *A gauche, la faune des forêts s'est adaptée à des conditions écologiques particulières; certains arboricoles américains, tel ce Procyonidé* (**Potos flavus**), *utilisent en outre leur queue préhensile pour s'accrocher aux branches. A droite, dans les forêts tempérées à feuilles caduques, vivent notamment des Rongeurs fouisseurs (souris, mulots) qui sont la proie des petits Carnivores, tel ce chat sauvage* **Felis sylvestris.**

préhensiles : tarsier des îles de la Sonde, Lémuriens africains (galago et potto) et asiatiques (loris et nycticèbe) singes Catarhiniens Cynomorphes (cercopithèques et colobes) et Anthropomorphes (gorille et chimpanzé africains, gibbon et orang-outang asiatiques). Les arboricoles américains, à l'exception des paresseux suspendus par d'énormes griffes et si spécialisés qu'ils se traînent très difficilement à terre, utilisent en outre leur queue préhensile pour s'accrocher aux branches : tels sont les singes Platyrhiniens (singe-araignée, hurleur, capucin), le Rongeur *Coendu,* le fourmilier *Cyclops,* le Carnivore Procyonidé kinkajou, la sarigue *Metachirops.* De nombreux arboricoles indo-malais possèdent des replis cutanés s'étendant en planeur pendant le saut : les écureuils volants du genre *Pteromys* (quatorze espèces à Bornéo), le Lémurien *Microcebus,* le galéopithèque. Des adaptations similaires existent chez d'autres Vertébrés, tels le dragon volant où le repli cutané est tendu entre les côtes longuement saillantes, le gecko *Ptychozoon* muni d'une frange abdominale, la couleuvre *Chrysopelea* à l'abdomen aplati, la grenouille *Rhacophorus* dont les pattes largement palmées freinent la chute. Dans les arbres vivent aussi de grandes chauves-souris frugivores et surtout des Oiseaux, très variés et très colorés (calaos d'Afrique et d'Asie, perroquets, toucans, colibris d'Amérique), ainsi qu'une multitude d'Insectes : criquets, sauterelles, mantes, papillons, cigales, abeilles, fourmis, phasmes.

— *A terre,* les Mammifères vraiment forestiers, rares, sont représentés par quelques Ongulés : pécaris américains, tapirs américains et malais, babiroussa des Célèbes, phacochère, okapi, petites antilopes africaines, et, en Amérique du Sud, par des Rongeurs géants : cabiai, paca, agouti.

— *Dans la litière végétale,* abondante, grouillent de très nombreux Invertébrés, qui transforment les débris végétaux en humus. Il s'agit surtout d'Insectes, parmi lesquels dominent les Orthoptères, les Coléoptères, les termites et les fourmis. Abondent aussi des Arachnides et des Myriapodes, des Gastéropodes et diverses formes de Vers (partout ailleurs aquatiques) : des Planaires, des Hirudinés, des Némertes; on trouve même, à Java, une Annélide Polychète.

Les moustiques, abondants et variés (150 espèces sur une dizaine de kilomètres en Colombie), se répartissent à différentes hauteurs. Beaucoup sont des vecteurs de maladies graves et ont longtemps empêché la pénétration humaine. Parmi eux, les anophèles transmettent les hématozoaires du paludisme, les stégomyes le virus de la fièvre jaune, les simulies la filaire de l'onchocercose (qui entraîne la cécité), divers *Culex* la filaire de Bancroft (responsable de l'éléphantiasis). Les trypanosomes de la maladie du sommeil et la filaire loa-loa, qui provoque des tumeurs sous-cutanées, sont transmis par les piqûres de mouches, respectivement glossines ou tsé-tsé et taons.

● *Les forêts tempérées à feuilles caduques.* Essentiellement localisées à l'hémisphère Nord (à l'exception de la forêt patagonienne, à l'extrême sud du Chili), elles sont bien représentées en Europe occidentale et centrale (elles disparaissent en Sibérie), en Asie orientale (Corée, Chine du Nord-Est, sud du Japon) et en Amérique du Nord (forêt appalachienne de l'est des États-Unis).

La végétation y est nettement stratifiée : l'étage arborescent est fait de chênes, de hêtres, de charmes, d'érables; l'étage arbustif de houx, de cornouilliers, de noisetiers, de saules; le sous-bois herbacé ou buissonnant de Fougères.

Le climat, tempéré à influences océaniques (plus continental en Europe centrale), mais avec une saison froide marquée entraînant une période de repos de la végétation, ne permet pas l'installation d'une faune aussi riche que dans la forêt tropicale. D'autre part, la lumière n'a ici qu'un rôle secondaire, et la vie arboricole est limitée à quelques Rongeurs (écureuils et loirs en Europe, porc-épic au Canada), quelques Oiseaux (grimpereaux, pics) et les rainettes européennes. Les Mammifères terrestres sont des Cervidés (cerfs, chevreuils), des sangliers et des Rongeurs fouisseurs (souris, mulots) ; ceux-ci sont chassés par de petits Carnivores (chats sauvages, lynx, renards, putois, blaireaux). Les Insectes sont nombreux, surtout les xylophages (Coléoptères, Diptères, Hyménoptères), qui s'attaquent aux arbres morts ou malades. Ceux qui vivent dans le sol sont beaucoup moins abondants que dans les forêts tropicales et leurs groupes différemment représentés : les Collemboles et les thrips sont beaucoup plus nombreux, les fourmis beaucoup moins et les termites rares ou absents. Avec de très nombreux petits Invertébrés vivant dans la litière de feuilles mortes (Nématodes, Araignées, Acariens, Myriapodes), ils sont recherchés par des Mammifères insectivores (hérissons, taupes, musaraignes), des Oiseaux, des Reptiles (orvets, lézards) et des Amphibiens (crapauds, salamandres).

● *La forêt de Conifères boréale (taïga).* Limitée à l'hémisphère Nord, elle forme une immense ceinture continue dans les plaines américaines et eurasiatiques, entre les toundras au nord et les forêts tempérées à feuilles caduques ou les steppes continentales au sud. Elle se prolonge plus au sud, à la faveur des chaînes de montagnes, où elle constitue l'étage subalpin compris entre la toundra alpine d'altitude et la forêt feuillue.

Le climat continental, très rude, ne permet l'installation que d'une *végétation* monotone d'une grande simplicité floristique. L'étage arborescent est constitué exclusivement de Conifères : pins, sapins, épicéas, mélèzes; l'étage arbustif d'aulnes, de sorbiers, de cornouilliers; l'étage inférieur de Mousses et de Lichens.

La vie animale est relativement pauvre. Les arboricoles sont rares : on observe quelques écureuils et un porc-épic canadien. Les grands Ongulés herbivores sont des Cervidés (élan ou orignal, renne ou caribou, wapiti du Canada). Les Rongeurs terrestres (campagnols, lemmings, castors) sont la proie de Carnivores : loup, glouton, lynx, renards, vison, martres, belettes. Les Oiseaux sédentaires recherchent les Insectes xylophages sous les écorces, ou sont hautement spécialisés dans l'ouverture des cônes et l'extraction des graines : dur-bec du sapin, casse-noix moucheté, bec-croisé du sapin. La plupart émigrent l'hiver vers le sud.

Les formations herbacées

Ce sont des formations végétales ouvertes, c'est-à-dire laissant voir le sol entre les plantes, constituées essentiellement d'herbes et comprenant ou non des arbres. Elles se présentent sous forme de *savanes* dans les

régions intertropicales, de *steppes* dans les régions extratropicales.

● *Les savanes* existent sous tous les *climats tropicaux*, des plus humides aux plus secs. La pluviométrie y est toujours plus faible qu'en forêt dense (moins de 1 500 mm d'eau) ; l'hiver est marqué par une saison sèche de plusieurs mois, très chaude. La *strate herbacée* est dominée par une ou deux espèces de Graminées (*Andropogon, Pennisetum*, ou herbe à éléphants, *Imperata*, ou herbe à paillotes), formant un tapis dense de 1 m de hauteur (ou plus en saison des pluies). Elle est dominée par une *strate arbustive et arborescente* plus ou moins importante, représentée par des acacias, le baobab et le palmier rônier en Afrique, des cactées en Amérique du Sud, des euphorbes en Afrique orientale, des eucalyptus en Australie. En fait, les savanes sont extrêmement variées selon l'importance relative des herbes et des arbres et tous les intermédiaires existent entre la *savane boisée*, proche de la grande forêt équatoriale, et la *savane herbeuse*, dépourvue d'arbres.

La vie animale en savane est extraordinairement riche et la productivité naturelle en protéines y atteint le taux le plus élevé qui existe sur notre globe. L'abondance de la production végétale herbacée en saison des pluies permet une densité élevée de grands herbivores, tandis que l'absence de saison froide enlève de son importance à la population souterraine de Rongeurs, caractéristique des steppes.

— *Les Mammifères herbivores* sont surtout représentés par les grands Ongulés coureurs, vivant en troupeaux, particulièrement abondants en Afrique orientale : buffles, gazelles, antilopes, girafes, rhinocéros, zèbres, éléphants. Absents en Amérique du Sud, ils sont remplacés en Australie par les kangourous. Les savanes sont également le domaine des grands Ratites coureurs : autruches en Afrique, nandous en Amérique du Sud, émeu en Australie, casoar en Nouvelle-Guinée.

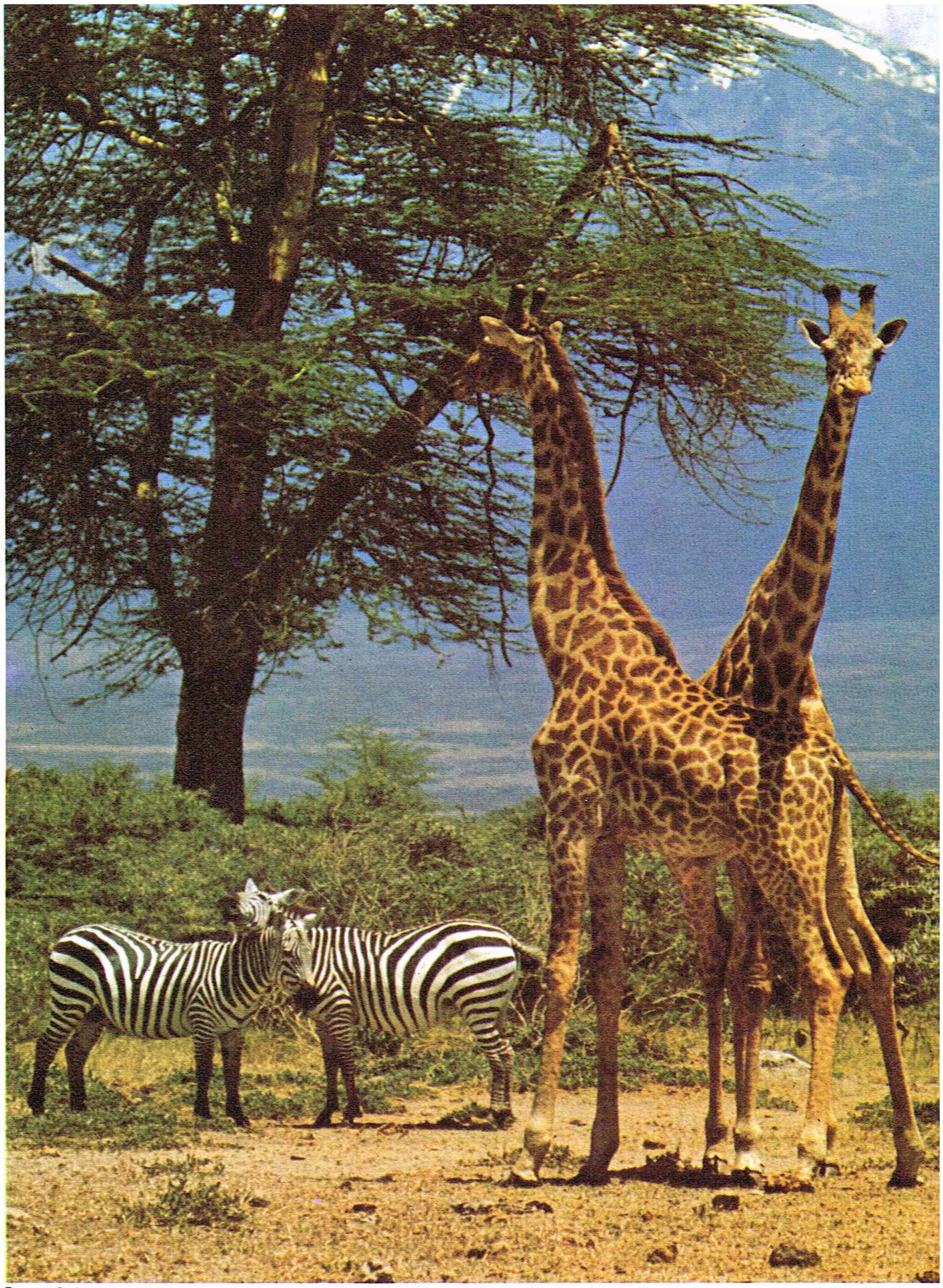
Tous ces herbivores sont la proie des *grands fauves*, qui les chassent à l'affût (comme le lion et les panthères d'Afrique, le jaguar d'Amérique du Sud, les tigres d'Indo-Malaisie), à courre (comme le guépard africain), ou en meutes (comme les lycaons d'Afrique et les cuons aux Indes). Les cadavres abandonnés sont dépecés par des charognards, comme les hyènes et les chacals. A ces Mammifères carnivores s'ajoutent une multitude d'Oiseaux Rapaces diurnes, qui chassent à découvert (aigles, milans, faucons, serpentaires) ou se nourrissent de charognes (vautours).

— Les savanes sont un milieu très favorable aux *Insectes*, particulièrement aux termites, aux fourmis et aux criquets. Les termites, qui s'attaquent aux arbres morts, sont les plus grands transformateurs de matière organique du globe. Ils édifient des termitières de forme différente selon les espèces, mais pouvant atteindre 3 à 5 m de hauteur et 30 à 35 m de diamètre à la base. Ces constructions modifient la morphologie de la surface du sol et nécessitent des déplacements énormes de terre (jusqu'à 1 200 m^3) qui bouleversent les sols, en modifient la composition minéralogique et le système hydrique.

Ces Insectes sont chassés par des Mammifères insectivores : pangolins et oryctérope en Afrique, fourmiliers en Amérique du Sud, fourmilier marsupial en Australie, et par de très nombreux Oiseaux sédentaires (ombrettes, pintades, tisserins, francolins, pies-grièches) ou migrateurs (cigognes, hirondelles).

● *Les steppes* se développent dans les régions tempérées de moyenne latitude à climat continental, caractérisé par un hiver rigoureux et sec et une fin d'été aride. A la différence des savanes, elles sont pratiquement dépourvues d'arbres. Dans l'hémisphère Nord, où elles sont particulièrement bien développées, elles forment la grande *steppe eurasiatique*. Dans l'hémisphère Sud, elles sont représentées par les *pampas argentines* et la *steppe patagonienne*, au sud du rio de la Plata.

La *vie animale* est nettement moins riche qu'en savane à cause du climat beaucoup plus rude. Les grands Ongulés herbivores ne sont représentés que par un petit nombre d'espèces plus ou moins en voie de disparition, du fait de l'exploitation des steppes par l'homme : le bison et *Antilocapra* dans la prairie nord-américaine ; deux Équidés (le cheval de Prjewalski et diverses variétés d'ânes sauvages, ou hémiones), l'antilope saïga en Eurasie ; le seul guanaco dans les pampas d'Amérique du Sud.



Bruce Coleman - N. Myers

▲ ***Les Mammifères herbivores africains sont surtout représentés par les grands Ongulés (zèbres, girafes, etc.), particulièrement abondants en Afrique orientale. Tous sont la proie des grands fauves.***

— Les *Oiseaux* sont relativement rares, faute d'arbres ; ils doivent nidifier à terre. La plupart, telles les grues, migrent avant la saison froide. Quelques-uns pourtant sont sédentaires et, bien que normalement ailés, sont adaptés à la course : c'est le cas des syrrhaptes, ou gangas, et des outardes d'Eurasie, des tétras et de la gelinotte d'Amérique du Nord. Ils chassent les Insectes, nombreux et variés : des Coléoptères coureurs, comme les Carabides et les Cicindélides, et surtout des Orthoptères, tel le criquet pèlerin, migrateur.

— L'abondance des *animaux fouisseurs* est certainement le caractère le plus frappant de la faune des steppes. Les *Rongeurs* occupent la première place, tant par le nombre des espèces que par celui des individus, et jouent un rôle considérable dans la modification du microrelief et de la composition physico-chimique des sols. Aux marmottes, spermophiles, hamsters, gerboises eurasiatiques correspondent les chiens de prairies en Amérique du Nord et les viscaches en Amérique du Sud. Ils sont chassés par divers Canidés (loup, renard), Félidés (chat ganté, manul) et Mustélidés (putois), ainsi que par des Oiseaux Rapaces (aigles, faucons, buses).

Les toundras

Les toundras correspondent aux terres polaires situées au-delà de la limite naturelle des arbres. Dans l'hémisphère Nord, cette limite coïncide pratiquement avec le cercle polaire arctique (latitude 66° 33'). Il n'y a pas de véritable toundra dans l'hémisphère Sud, où la limite des arbres atteint le 45e parallèle au Chili et le 53e en Nouvelle-Zélande. Dans les hautes montagnes des latitudes



Bruce Coleman - L. Lee Rue

▲ *Groupe de bœufs musqués* (**Ovibos moschatus**) *; ces animaux font partie de la faune, assez pauvre, des* **toundras.**

moyennes, l'étage de végétation situé au-dessus de la limite des arbres présente tous les caractères d'une toundra, souvent appelée *toundra alpine*.

Le *climat* des toundras arctiques est très rude. Les hivers sont longs (trois mois de nuit polaire), froids, ventés ; les étés, brefs (la période sans gelée est inférieure à trois mois), froids (la moyenne du mois le plus chaud est inférieure à 10 °C), relativement secs (moins de 30 mm d'eau), ne permettent qu'un dégel très superficiel du sol (quelques décimètres) ; le sol profond reste gelé en permanence, ce qui empêche le drainage des eaux de fonte des neiges et provoque la formation de vastes marécages. La période de végétation active est donc très brève.

La *vie animale* dans les toundras n'est pas aussi pauvre que les conditions climatiques pourraient le laisser supposer : on connaît au Groenland 437 espèces d'Insectes, 124 Arachnides, 168 Oiseaux, 7 Mammifères terrestres. D'ailleurs, cette pauvreté relative de la faune ne s'explique pas uniquement par la dureté du climat. Elle correspond également à une colonisation inachevée par des éléments glaciaires refoulés au sud par les glaciations quaternaires et qui tentent encore actuellement de reconquérir les terres polaires libérées des glaces.

— Peu d'animaux *sédentaires* sont capables de rester sur place pendant le long hiver et d'y trouver leur nourriture : le bœuf musqué du Groendland et du Canada, quelques Rongeurs (campagnols et lemmings) et leurs prédateurs (renard et loup polaires), le lagopède, qui creuse un système de galeries sous la neige menant à des buissons où il trouve bourgeons et fruits ; enfin, on trouve de très nombreux Insectes qui demeurent en vie au-dessous de 0 °C pendant de longs mois et pullulent dès le dégel (mouches et moustiques).

— La plupart des animaux sont des *migrateurs* qui quittent la toundra à l'approche de l'hiver. Ainsi font le renne (Sibérie), ou caribou (Canada), l'élan, le plus grand des Cervidés actuels, de nombreux Rongeurs (écureuils, marmottes, castors, rats, souris, rats musqués, lièvre variable) et leurs prédateurs (renards et toute une cohorte de Mustélidés : martres, hermines, visons, belettes, gloutons). Les Oiseaux, nombreux et presque tous aquatiques, viennent hiverner dans nos régions. Parmi eux, se rencontrent presque tous les Ansériformes (cygnes, oies, canards, sarcelles), de nombreux Limicoles (chevaliers, barges, bécasseaux, pluviers), des pingouins, macareux, guillemots, des mouettes et des sternes.

Les déserts

Les déserts occupent 1/5 environ des terres. Ce sont des zones arides au climat très dur, très varié dans ses composantes, mais caractérisé surtout par une très grande sécheresse. Les vents, constants et souvent violents, l'insolation, souvent très forte (la température au sol peut atteindre 80 °C), assurent une évaporation intense. Le régime thermique est très varié en raison de l'extension des zones arides en latitude. L'hiver, rigoureux et peu enneigé dans les dépressions aralo-caspienne et centro-asiatique à climat continental, est frais dans les zones arides méditerranéennes. Les déserts proches de l'équateur sont constamment chauds, mais les nuits y sont généralement froides.

La *végétation* est par conséquent pauvre et clairsemée. Elle comprend : d'une part, des plantes annuelles ou vivaces très éphémères, qui germent ou croissent très rapidement après une pluie et fleurissent et fructifient en quelques semaines, voire quelques jours, puis se réduisent ensuite aux graines (plantes annuelles) ou aux parties souterraines (plantes vivaces) ; d'autre part, des plantes vivaces à organes aériens permanents, se présentant sous forme de buissons bas, souvent épineux.

La *faune des déserts* comprend des grands herbivores *migrateurs* venus des prairies avoisinantes (girafes, antilopes, autruches), et des animaux *sédentaires* capables de résoudre les deux problèmes essentiels posés par le climat désertique : l'*approvisionnement en eau* et la *protection contre la chaleur et la lumière*.

— Les *animaux obligés de boire de façon régulière* sont éliminés des déserts (c'est le cas de nombreux Mammifères qui ont pu vivre au Sahara quand il bénéficiait d'un climat humide : éléphant, rhinocéros, lion, panthère, aujourd'hui refoulés à sa périphérie) ou cantonnés autour des points d'eau permanents (par exemple, des chauves-souris, les singes patas de l'Aïr et cynocéphales du Tibesti, le hérisson du désert, enfin, le ganga et des pigeons bisets, qui ne s'écartent guère des oasis et des gueltas.

— Les *animaux qui boivent de façon irrégulière* et sont ainsi susceptibles de résister plus ou moins longtemps à l'absence d'eau sont des hôtes normaux des régions arides. Le dromadaire appartient à cette catégorie. Sa sobriété proverbiale lui permet de rester 60 jours sans boire en hiver, en mangeant uniquement des végétaux verts, deux semaines en été en consommant uniquement des végétaux secs. Il peut ainsi perdre 100 kg en 8 jours, mais peut aussi boire 100 l d'eau en 10 mn. L'économie de son eau est assurée par une extraordinaire résistance à la déshydratation (cette résistance lui permet de perdre 25 à 30 % de son poids sans dommage alors que l'homme ne peut en perdre que 10 %), par une homéothermie imparfaite (34 °C le matin, 41 °C l'après-midi), qui permet à la thermorégulation par sudation de ne se déclencher qu'au-delà de 41 °C, enfin, par une réduction des pertes d'eau au niveau des urines et des excréments. Les antilopes, autres que l'addax (gazelle dorcade, gazelle dama), et certains

Oiseaux surtout insectivores (corbeau du désert, alouette des déserts, pie-grièche grise, moineau blanc, divers traquets) ont également la possibilité de boire de façon très irrégulière.

— *D'autres animaux, enfin, ne boivent pas* (ou sont réputés tels); ils utilisent uniquement l'eau préformée contenue dans leurs aliments. Ce sont des herbivores, telle l'antilope addax, certains petits Rongeurs, comme les gerbilles africaines et les rats-kangourous américains. Ces derniers, privés d'eau pendant deux mois et nourris exclusivement de grains d'orge secs, non seulement survivent mais augmentent leur poids.

Les problèmes de la *chaleur* et de la *lumière* sont résolus par la suspension temporaire d'activité et par l'abri contre le rayonnement. Beaucoup d'animaux désertiques ont une activité nocturne (c'est le cas des Rongeurs, des Reptiles, de nombreux Insectes) ou présentent un sommeil prolongé en saison chaude (estivation), comme le hérisson du désert. Pendant le jour ou pendant la saison chaude, ces animaux se cachent dans un terrier (gerboises), sous les pierres, dans les fissures de rochers (serpents, lézards, Insectes), à l'ombre de rares plantes, ou bien encore s'éloignent du sol par perchage sur celles-ci (Oiseaux, certains lézards, sauterelles).

Milieux et communautés aquatiques

Le milieu aquatique en général est beaucoup plus favorable à la vie animale que le milieu terrestre.

— Sa *densité,* peu différente de celle de la matière vivante, permet la flottaison de petits organismes (plancton) et rend mécaniquement possible l'existence d'organismes si ramifiés qu'à l'air ils s'effondrent en pinceaux, comme les colonies d'Hydraires et de Bryozoaires, si mous qu'à terre ils s'aplatissent ou se déchirent, comme les méduses et les Céphalopodes planctoniques, si énormes qu'à terre ils s'écrasent et meurent, comme les grands Cétacés.

— Sa *viscosité* ralentit la chute des organismes planctoniques, surtout de ceux qui développent des expansions tégumentaires augmentant la surface de flottaison.

— Sa *chaleur spécifique* et sa forte conductibilité atténuent les variations thermiques et permettent l'installation de formes strictement sténothermes.

— Ses *mouvements,* en renouvelant l'air, l'oxygène et les matières nutritives, permettent l'installation d'une faune fixée, nourrie de particules flottantes.

— Si le facteur humidité n'intervient pas, l'*éclairement* est fortement modifié par l'absorption très rapide de la lumière solaire dans l'eau.

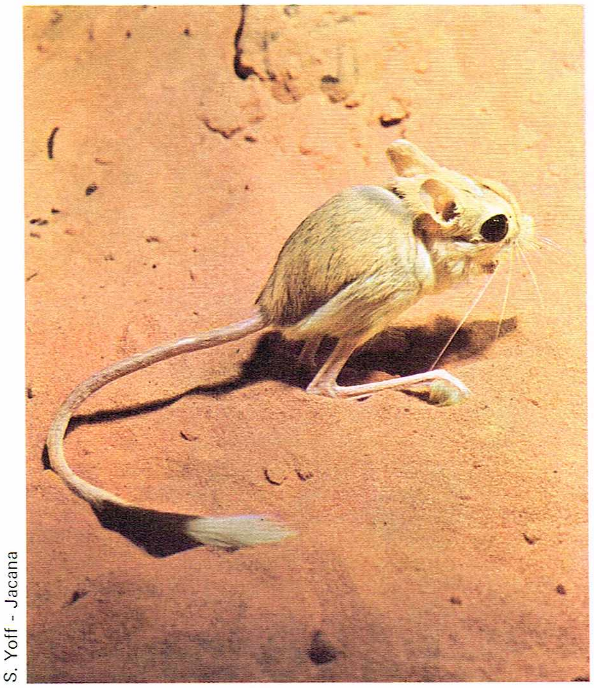
Milieu marin et communautés marines

A l'exception de quelques mers intérieures (Méditerranée, Baltique, mer Noire, mer Rouge), le milieu marin est caractérisé par sa *continuité,* sa *stabilité* et sa *salinité,* comprise entre 33 et 37 %.

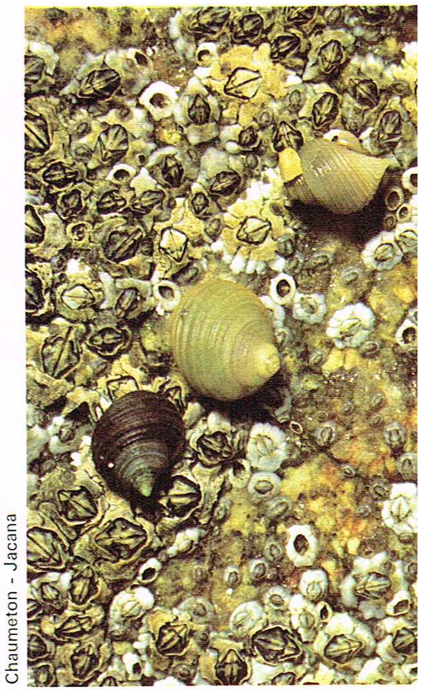
Le *relief sous-marin* a une topographie générale assez constante qui permet de distinguer quatre régions : le *plateau continental,* qui correspond à la base immergée des continents, plus ou moins large selon les régions (en moyenne, 100 km), et s'enfonçant en pente douce (0,5 %) jusqu'à une profondeur moyenne de 200 m; le *talus continental,* plus incliné (5 %) et s'enfonçant jusqu'à 2 000 m environ; la *plaine abyssale,* qui constitue la plus grande partie du fond des océans (82,2 %) et s'enfonce insensiblement jusqu'à 6 000 m; la *zone hadale,* ou *ultra-abyssale,* correspondant aux plus grandes fosses (11 034 m près des îles Mariannes, dans le Pacifique).

Les régions peu profondes au-dessus du plateau continental constituent la province, ou zone, *néritique;* les eaux y sont agitées, alimentées en eaux douces, en sédiments et en matières organiques; le peuplement animal y est riche et varié. La province, ou zone, *océanique* recouvre les fonds dont la profondeur est supérieure à 200 m. Les eaux y sont plus stables du point de vue de leurs caractères physico-chimiques et assez pauvres en organismes.

Chacune de ces provinces comprend un domaine *benthique,* constitué par les fonds marins et peuplé par le *benthos* (l'ensemble des organismes liés au voisinage des fonds), et un domaine *pélagique,* constitué par l'énorme masse des eaux et peuplé par le *plancton* (l'ensemble des organismes flottants) et par le *necton* (l'ensemble des organismes nageurs).



S. Yoff - Jacana



Chaumeton - Jacana

▲ ***A gauche, les problèmes de chaleur et de lumière qui caractérisent les déserts, sont résolus, pour les animaux, par une suspension temporaire d'activité et par l'abri contre le rayonnement; ainsi la gerboise* (Jaculus jaculus) *se cache le jour ou pendant la saison chaude dans un terrier. A droite,* Littorina saxatilis, *Gastéropode Prosobranche, est une espèce fréquente des* côtes rocheuses *des* étages supralittoral et médiolittoral.**

● *Le domaine benthique*. Péres et Picard, en 1961, l'ont subdivisé en sept étages sur la base de critères écologiques fondamentaux.

— L'*étage supralittoral* est situé au-dessus du niveau des plus hautes mers. Exceptionnellement submergé, il n'est atteint que par les embruns.

Sur les *côtes rocheuses,* il est recouvert par des Cyanophycées, des Lichens, des Gastéropodes Prosobranches (littorines, *Saxatila*), des Crustacés Isopodes (lygies) ou Décapodes (crabes des régions tropicales) capables de résister à une exondation prolongée.

Sur les *plages sableuses,* l'accumulation de débris végétaux assure l'implantation d'une faune détritivore abondante de Crustacés Amphipodes (talitres, *Orchestia*), Isopodes, Décapodes (crabes *Ocypode* et *Uca*), de Coléoptères Carabides et Ténébrionides, de Diptères.

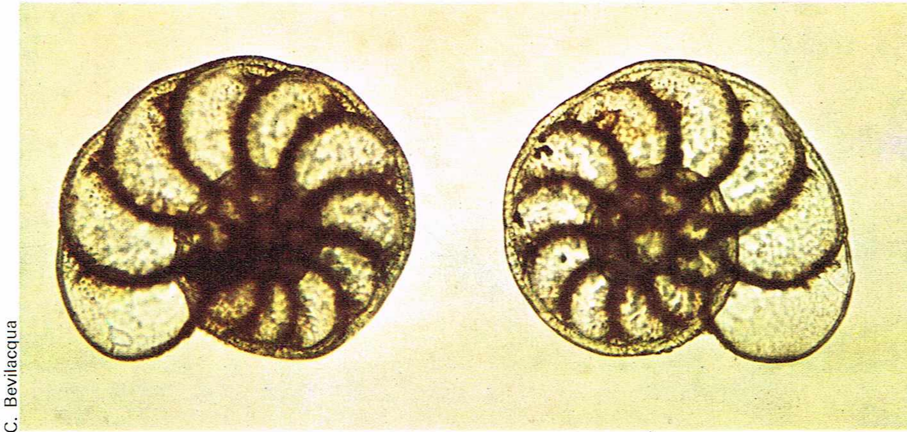
— L'*étage médiolittoral* correspond à la zone de balancement des marées (zone intertidale). Il offre au benthos des conditions défavorables du fait de l'alternance régulière d'émersions et d'immersions. Les organismes benthiques doivent donc y être eurythermes, euryhyalins et résistants à la dessiccation ainsi qu'à la lumière, ou être capables d'éviter l'exondation.

Sur les *côtes rocheuses,* cet étage est ceinturé d'Algues (bleues, vertes, brunes) qui abritent de nombreux Invertébrés sessiles (Crustacés Cirripèdes du type balanes) ou vagiles, surtout représentés par des Gastéropodes Prosobranches (patelles, littorines, troques). Sa base est souvent occupée par des bancs d'huîtres et de moules dont se nourrissent des étoiles de mer et des Gastéropodes Prosobranches prédateurs (pourpres, murex).

Les *fonds sableux* qui retiennent l'eau à marée basse permettent aux animaux qui s'y enfouissent temporairement (divers Échinodermes, Crustacés et petits Poissons) ou qui y vivent en permanence (Annélides Polychètes, Mollusques, Gastéropodes et Lamellibranches) d'échapper à l'assèchement. Outre ces animaux de grande taille, le sable héberge une faune originale d'Invertébrés de petite taille (moins de 1 mm) vivant exclusivement dans les interstices des grains *(faune psammique)* constituée de Protozoaires Ciliés, de Rotifères, de Gastrotriches, d'Archiannélides, de Nématodes, de Copépodes, etc.

Les *fonds vaseux,* par la finesse du sédiment et leur oxygénation plus faible, ont une faune très différente de celle des sables; elle est pauvre en espèces (Annélide *Nereis diversicolor,* Lamellibranche *Mya arenaria,* Gastéropode *Hydrobia ulvae*) mais souvent riche en individus.

— L'*étage infralittoral,* exceptionnellement exondé, reçoit un éclairement suffisant pour permettre la vie d'Algues brunes (laminaires dont les thalles peuvent



C. Bevilacqua

▲ ***Sur les* fonds rocheux *de l'*étage infralittoral, *les récifs coralliens sont des écosystèmes tropicaux qui abritent notamment des Foraminifères.***

dépasser 10 m) et de Phanérogames de la famille des Zostéracées *(Zostera, Posidonia, Cymodocea)* souvent étendues en prairies denses.

Sur les *fonds rocheux,* des Invertébrés coloniaux édifient des constructions calcaires : c'est le cas des serpules (Annélides), des vermets (Gastéropodes) et surtout des Madréporaires. Les récifs coralliens sont des écosystèmes tropicaux d'eaux chaudes, pures, agitées et très salées, qui abritent des Foraminifères, des Alcyonaires, des Bryozoaires, des Serpuliens, des Mollusques participant par leurs productions calcaires à la consolidation du récif édifié par les Madréporaires. Les anfractuosités du récif sont occupées par toute une série d'animaux : Échinodermes, Annélides, Crustacés, Poissons.

Les *fonds meubles* sont recouverts d'herbiers à zostères et posidonies, qui supportent ou abritent une faune variée.

— L'*étage circalittoral* s'étend jusqu'à la limite extrême des Algues les moins exigeantes vis-à-vis de l'éclairement (Algues rouges calcaires Mélobésiées), limite qui correspond approximativement à celle du plateau continental.

Sur les *fonds rocheux,* ces Algues encroûtantes constituent les formations, dites *coralligènes,* dont la surface et les cavités sont peuplées par des Spongiaires, des Cnidaires (gorgones, Alcyonaires, dont le corail rouge, Madréporaires), des Annélides Polychètes et des Bryozoaires.

Sur les *fonds meubles détritiques,* ces Algues dressées et rameuses constituent le *maërl,* utilisé comme engrais, abritant des Lamellibranches et des Échinodermes.

Les Annélides Polychètes dominent dans les *fonds vaseux.*

— L'*étage bathyal* correspond au talus continental et à la plaine abyssale jusqu'à 2 000 à 3 000 m.

Les *fonds rocheux* de l'Atlantique Nord portent une biocénose à grands Madréporaires coloniaux des genres *Amphelia* et *Lophelia,* dite à grands « coraux blancs ».

Les *fonds vaseux* sont peuplés de petits Lamellibranches *(Yoldia, Nucula, Chlamys),* de Scaphopodes, de Spongiaires, d'Échinodermes et de Crustacés Décapodes.

— L'*étage abyssal* correspond à la plaine abyssale au-delà de 2 000 à 3 000 m ; il n'y pénètre aucune espèce du plateau continental ; les *fonds rocheux* sont très faiblement peuplés. Les *vases* abritent quelques Polychètes, Lamellibranches, Holothuries, Astérides.

— L'*étage hadal,* ou *ultra-abyssal,* représente les grandes fosses d'une profondeur supérieure à 5 000-7 000 m.

Les quelques Invertébrés benthiques qui y vivent (Holothuries, Actinies, Polychètes, Mollusques, Crustacés Amphipodes et Isopodes, Pogonophores) présentent généralement une remarquable réduction de leurs formations de soutien et un certain gigantisme, probablement consécutif à un accroissement de la durée de vie à ces basses températures.

● *Le domaine pélagique*

— Le *zooplancton* comprend, d'une part, des formes planctoniques *permanentes (holoplancton) :* Foraminifères, Radiolaires, Cnidaires, Cténaires, Rotifères, Chætognathes, Crustacés Copépodes, Tuniciers, et, d'autre part, des formes planctoniques *temporaires (méroplancton),* qui ne sont planctoniques que pendant une partie de leur cycle : œufs et stades larvaires de nombreux organismes benthiques (Cnidaires, Némertes, Bryozoaires, Polychètes, Mollusques, Crustacés, Échinodermes, Entéropneustes, Poissons).

Le zooplancton est répandu dans toute l'épaisseur des océans mais sa composition varie avec la profondeur. On distingue différentes zones.

La *zone épipélagique,* superficielle, est exposée à l'agitation, aux variations thermiques et surtout à la lumière. Elle est limitée à 50-100 m selon les régions et correspond à la zone du phytoplancton, dont le zooplancton tire, directement ou non, sa nourriture. Il comprend de nombreux Protistes (Diatomées en mers froides, Radiolaires, Globigérines en mers chaudes) et de petits Crustacés (Cladocères et Copépodes).

Dans la *zone mésopélagique* (de 50-100 à 200 m), la lumière ne pénètre pas assez pour que le phytoplancton y survive ; cependant, cette zone reste soumise au brassage et aux variations saisonnières de température.

La *zone infrapélagique* (de 200 à 500-600 m) est obscure, peu agitée et à température constante ; les Copépodes y dominent.

Ces trois zones ont un peuplement variable selon les heures du jour, du fait des *migrations verticales* quotidiennes qui affectent de nombreuses espèces. En général, le plancton de surface s'enfonce à l'aube pour remonter vers 23 h.

La *zone bathypélagique* (de 500 à 2 000 m) renferme des Copépodes, des Cœlentérés, des Amphipodes, des Décapodes, des Némertes ; sa limite inférieure correspond à peu près aux latitudes moyennes avec l'isotherme 4 °C.

Dans la *zone abyssopélagique* (de 2 000 à 5 000 m), les Copépodes sont remplacés par des Chætognathes, des Crustacés Mysidacés et Décapodes.

La *zone hadopélagique* (grands fonds au-delà de 6 000 m) est très pauvre (Crustacés Amphipodes, Ostracodes et Décapodes).

— Le *necton* comprend essentiellement des Poissons, des Céphalopodes, des Cétacés et, plus accessoirement, des Chéloniens, des Pinnipèdes (phoques, morses, otaries) et des Manchots près des rivages. Une partie du necton est *planctonophage :* Céphalopodes, Poissons jeunes (harengs, maquereaux) ou de petite taille (anchois, sardines), Cétacés Mysticètes. Les autres Poissons pélagiques (requins, thons) et les Cétacés Ondontocètes (dauphins, cachalots) sont des *prédateurs* ainsi que les Pinnipèdes.

Milieux et communautés d'eaux douces

Les eaux douces s'opposent aux eaux marines par : leurs propriétés physico-chimiques, leur discontinuité, leur extension et leur profondeur plus faibles, leur variété, les variations plus importantes d'éclairement et de température qui s'y produisent. On y rencontre donc souvent des *formes de résistance,* temporaires ou saisonnières, qui recouvrent leur activité quand les conditions de vie sont redevenues favorables : œufs durables des Rotifères, des Crustacés Phyllopodes et Cladocères et des hydres, gemmules des Spongilles, cocon du Dipneuste africain *Protopterus.* Les animaux aériens secondairement adaptés à la vie aquatique sont beaucoup plus nombreux qu'en mer, qu'ils mènent une vie amphibie (Amphibiens, Crocodiliens, Chéloniens, Ophidiens, Oiseaux, Mammifères) ou qu'ils passent une partie de leur cycle en eaux douces (larves des Insectes Odonates, Trichoptères, Perlides, Éphémérides, de nombreux Diptères, de quelques Coléoptères et Lépidoptères).

● *Les eaux courantes*

La vitesse du courant est le facteur écologique essentiel conditionnant le peuplement animal des cours d'eau. Elle intervient tant par son action mécanique directe que par ses incidences sur les caractères physicochimiques des eaux (nature du fond, température, oxygénation...).

— *Sources.* L'eau des sources est toujours peu oxygénée ; sa minéralisation et sa température sont relativement constantes, mais variables d'une source à l'autre.

Les *sources froides* hébergent des espèces sténothermes froides, comme *Planaria alpina,* divers Crustacés Amphipodes *(Gammarus)* et Isopodes *(Asellus),* quelques Hydracariens.

Les *sources chaudes* ont un peuplement d'autant plus pauvre que leur température est élevée. Jusqu'à 40 °C, on y trouve des Protozoaires, Rotifères, Nématodes, Mollusques, Crustacés, Insectes, la plupart eurythermes. Au-delà, les températures sont généralement incompatibles avec une activité métabolique normale, à quelques exceptions près.

— *Torrents et cours supérieurs des fleuves*. Les eaux agitées (et riches en oxygène) sont dépourvues de *plancton*.

Le *necton,* peu varié, est surtout constitué de Poissons bons nageurs : truites, chabot, vairon.

Le *benthos,* par contre, est abondant. Il comprend des formes fixées (Éponges, Bryozoaires du genre *Plumatella*) et des formes vagiles, qui présentent des dispositifs de résistance à l'entraînement par le courant (formes rhéobies) : corps déprimés des Planaires Triclades et des nymphes d'Insectes Éphémères; systèmes d'accrochage variés : ventouses des larves de Diptères Blépharocéroïdes, de certains têtards d'Anoures, crochets abdominaux et glandes séricigènes des larves de simulies. Les cavités entre ou sous les pierres ainsi que les touffes d'Algues filamenteuses et de Mousses abritent des animaux dépourvus de ces adaptations : écrevisses, Tardigrades, Hydracariens, larves d'Insectes Éphéméroptères et de Diptères Tabanides.

— *Fleuves et rivières*. Le *plancton* ne peut se développer que dans les fleuves de plaine, longs et à faible courant. Il est surtout composé de Rotifères et de Crustacés Copépodes.

Le *benthos,* très différent de celui des torrents, est assez analogue à celui des étangs; il comprend des Planaires, des Oligochètes, des Hirudinées, des Cœlentérés, des larves d'Insectes (Éphémères, Phryganes), mais les dispositifs de fixation ont disparu.

Le *necton* est essentiellement constitué de Poissons, qui occupent des secteurs différents de la source à l'embouchure. Les hydrobiologistes d'Europe centrale distinguent ainsi, après la *zone à truite* des eaux froides et rapides du cours supérieur, une *zone à ombre,* une *zone à barbeau* avec goujon, perche, vandoise, chevaine là où le courant est encore assez rapide, l'eau bien oxygénée et où existe un fond de sable ou de gravier (une grande partie de la Seine et du Rhin, le Rhône en aval de Lyon), enfin, une *zone à brême et carpe,* avec tanche, gardon, ablette, brochet dans les cours d'eau lents à fond de vase et de sable fin (la Saône, le cours supérieur de l'Elbe).

Sur les berges des cours d'eau vivent des Amphibiens et des Mammifères amphibies, comme la loutre, le castor, le rat d'eau, le rat musqué et la musaraigne aquatique.

— *Estuaires*. La pénétration des eaux marines entraîne des variations de niveau en rapport avec le balancement des marées, les modifications complexes du courant, une accumulation de sédiments fins, généralement argileux, des variations de salinité dans le temps et dans l'espace, enfin, une très grande richesse nutritive des eaux, due à l'accumulation de matériaux en suspension.

Le *benthos* comprend surtout des espèces marines littorales, qui remontent plus ou moins loin selon leur tolérance à la dessalure : les Mollusques Lamellibranches *Mya arenaria* et *Cardium edule,* le crabe *Carcinus maenas,* les Annélides Polychètes *Nereis cultifera* et *Arenicola marina*. D'autres sont spécifiques des eaux saumâtres, comme l'Annélide Polychète *Nereis diversicolor,* le Crustacé Amphipode *Corophium volutator,* les Scrobiculaires et le Mollusque Gastéropode *Hydrobia ulvae,* les crevettes *Leander longirostis* et *Palaemonetes varians*.

Le *plancton* est abondant du fait de l'accumulation du plancton d'eau douce, auquel s'ajoutent des formes marines.

Le *necton* consiste surtout en Poissons d'eau douce dans les couches superficielles peu salées et en Poissons marins dans les eaux salées profondes. Quelques espèces, comme les mulets et les plies, sont toutefois suffisamment euryhalines pour remonter dans la partie de l'estuaire totalement dessalée à marée basse et s'y mêler à divers Poissons d'eau douce, comme l'épinoche.

● *Les eaux stagnantes*

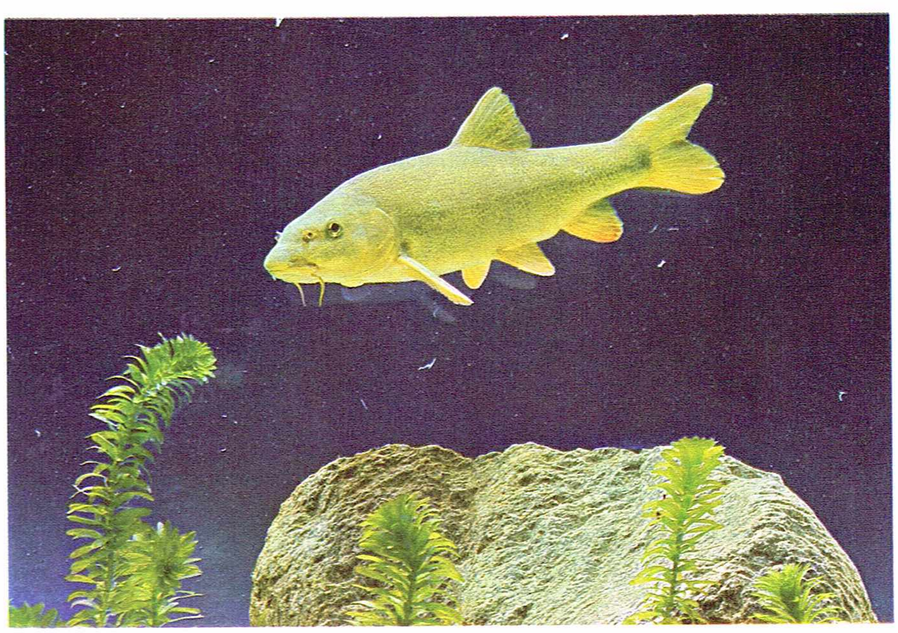
Le peuplement des eaux stagnantes dépend de leur profondeur, de leurs caractères physico-chimiques et du climat local. En particulier, leur richesse en éléments nutritifs, dont dépendent l'importance et la nature de la faune, est conditionnée par le degré d'oxygénation et le taux de matières organiques en suspension.

Le *benthos, zone littorale* où la végétation est distribuée en ceintures régulières, possède une faune riche et variée comprenant des représentants de la plupart des groupes limniques : Annélides, Nématodes, Mollusques, Crustacés (gammares, aselles), larves d'Insectes (Odonates, éphémères, chironomes). Dans les sables, vit une faune psammique interstitielle (Protozoaires, Rotifères, Nématodes, Tardigrades, Copépodes) qui présente les mêmes adaptations que celle des sables marins littoraux.

La *zone profonde* n'existe que dans les grands lacs (Léman, Baïkal, où elle atteint 1 741 m, Tanganyika). Elle est vaseuse et dépourvue de végétaux; sa faune benthique dépend surtout de l'oxygénation. Les lacs oligotrophes, riches en oxygène, ont un benthos assez riche, que caractérisent l'Oligochète *Tubifex velutinus* et, surtout, le Chironomide *Tanytarsus coracinus* qui ont des besoins élevés en oxygène. Les lacs eutrophes, moins riches en oxygène, ont des Chironomides moins exigeants *(Chironomus bathophilus, Tendipes)* capables même de vivre en semi-anaérobiose. Les lacs dystrophes, peu profonds, sont pratiquement dépourvus de benthos profond, comme les étangs où le benthos littoral recouvre le fond.



G. S. Giacomelli



G. Mazza

▼ ***A gauche, l'Oligochète*** **Tubifex velutinus,** ***dont les besoins en oxygène sont élevés, caractérise le*** **benthos** ***des*** **lacs oligotrophes.**
A droite, le **necton** ***des fleuves et rivières est essentiellement constitué de Poissons qui occupent des secteurs différents de la source à l'embouchure; ainsi la*** **zone à barbeau** ***(ici*** **Barbus plebejus*****), avec goujon, perche, chevaine, a un courant assez rapide, une eau bien oxygénée et un fond de sable et de graviers.***



Tercafs - Jacana

▲ ***La plupart des troglobies, animaux strictement cavernicoles, ont des caractères morphologiques particuliers, telle la dépigmentation réversible du protée*** **(Proteus anguineus).**

Le *plancton* lacustre est surtout représenté par des Algues unicellulaires (Volvocales, Euglènes, Péridiniens, Diatomées) ou filamenteuses (Cyanophycées), des Protozoaires, des Rotifères et des Crustacés (Cladocères, Copépodes, Ostracodes). Il diffère en outre du plancton marin par l'abondance des Rotifères et des Cladocères, la rareté ou l'absence de nombreux groupes (Cœlentérés, en particulier, avec de très rares méduses), l'absence d'œufs de Poissons (même les Poissons pélagiques comme les corégones, l'omble, la lotte, fraient en profondeur) et de fortes variations saisonnières. Les deux planctons présentent cependant en commun des migrations verticales saisonnières. Le plancton persiste dans les étangs mais se raréfie dans les simples mares.

Le *necton* comprend surtout des Poissons, auxquels s'ajoutent, sur les rives, des Insectes, des Amphibiens, des Chéloniens et des Ophidiens. Les lacs oligotrophes, très oxygénés, sont favorables aux Salmonidés (truite, corégone, omble chevalier) auxquels s'ajoutent, dans la zone littorale, des perches, des brochets, des gardons, des ablettes et des vairons. Les lacs eutrophes sont peuplés de carpes qui supportent une oxygénation plus faible, de gardons, de brêmes et de tanches.

Certaines eaux s'assèchent temporairement. Leurs habitants s'enfoncent dans la vase et s'enkystent, comme le protoptère africain, l'Unionide africain *Spatha,* les Rotifères et les Tardigrades des Mousses, pour reprendre une vie active au retour de l'eau. D'autres pondent des œufs durables avant de mourir (Crustacés Phyllopodes *Apus* et *Branchippus*) ou se métamorphosent et s'échappent avant la dessiccation (larves d'Insectes).

Le domaine souterrain

Les grottes et les cavernes, les nappes d'eau et les rivières souterraines sont habitées par des animaux *cavernicoles,* qui y trouvent une température à peu près constante, froide, une obscurité totale, ainsi que le milieu liquide ou l'atmosphère saturée d'eau indispensables.

En raison de la tension de la vapeur d'eau, qui, dans la plupart des grottes est voisine de la saturation, les limites entre milieux terrestre et aquatique y sont quelque peu arbitraires : les formes aquatiques peuvent séjourner longtemps hors de l'eau et, inversement, de nombreuses formes terrestres supportent sans dommage une immersion prolongée.

Les animaux cavernicoles constituent un ensemble très hétérogène, qu'on peut répartir schématiquement en trois catégories :

— Les *troglobies* sont strictement cavernicoles. Ils sont essentiellement représentés par des Arthropodes : Arachnides (nombreux Pseudoscorpions, Araignées et Acariens), Crustacés (des Copépodes et de nombreux Malacostracés Amphipodes et Isopodes), Insectes (essentiellement des Collemboles et des Coléoptères Carabides et Staphylinides). Sont également troglobies quelques Planaires, des Oligochètes, de nombreux Gastéropodes ainsi que divers Vertébrés : Téléostéens, Cypriniformes et Siluriformes, Amphibiens Urodèles néoténiques de la famille des Pléthodontidés (Amérique du Nord) et des Protéidés (avec le seul protée d'Europe centrale).

La plupart des troglobies ont des caractères morphologiques particuliers qui, sans être strictement spécifiques, sont statistiquement plus fréquents que chez les formes épigées. La dépigmentation et l'anophtalmie sont les plus évidentes. La *dépigmentation* peut être totale et définitive, par suppression de la synthèse pigmentaire (cas du Crustacé Amphipode *Niphargus*), ou réversible, la pigmentogenèse, simplement inhibée, pouvant reprendre à la lumière (cas du protée). A l'exception des Insectes cavernicoles, chez lesquels la *régression des yeux* résulte d'un arrêt de développement, dans la plupart des autres cas les yeux commencent à se développer à peu près normalement puis régressent et dégénèrent.

— Les *troglophiles* fréquentent les grottes mais n'y sont pas strictement inféodés. On les trouve surtout au voisinage de l'entrée, comme les chauves-souris, qui sortent régulièrement chaque soir pour chasser (rhinolophes et minioptères) ou qui s'y réfugient pendant l'hibernation (noctules, pipistrelles, sérotines), et les souris américaines *Neotoma.*

— Enfin, les *trogloxènes* ne sont que des cavernicoles accidentels.

Distribution géographique des végétaux

La *biogéographie* est l'étude de la répartition géographique des êtres vivants, considérés isolément et dans leurs rapports entre eux et avec le milieu physique.

Un *taxon,* et en particulier une espèce, occupe une certaine portion de la surface de la terre, ou *aire,* d'étendue fort variable, qui caractérise sa distribution géographique. L'étude descriptive des aires est la *chorologie.* Leur circonscription entre dans la définition, ou diagnose, des taxons. Elle peut constituer un argument pour séparer deux espèces, ou une espèce d'une de ses sous-espèces, lorsque les caractères morphologiques distinctifs sont légers mais les aires bien caractérisées. Ainsi, *Ononis repens* présente une sous-espèce qui n'est pas reconnue de tous, mais dont la distribution est limitée au Maroc et à une grande partie de l'Espagne, tandis que l'espèce entière est répandue en Europe occidentale et centrale.

Les aires se modifient quelquefois rapidement sous l'influence de l'homme. Quoique celui-ci fasse évidemment partie de la nature, on a tendance à considérer ce mode d'expansion ou de réduction comme « artificiel ». Ces modifications anthropogènes, même si l'on considère à part le cas des plantes cultivées, conduisent fréquemment à des modifications profondes du paysage. Bien entendu, des changements « spontanés » s'observent aussi ; on peut décrire l'évolution des aires soit à l'échelle de la vie humaine ou de l'histoire de l'humanité, soit à l'échelle du temps géologique. Dans ce dernier cas, on fait de la *paléobiogéographie,* qui implique évidemment le recours aux fossiles.

Il faut également *expliquer* les aires. L'étude paléobiogéographique fournit un premier élément d'explication : elle indique, par exemple, que la dérive des continents a pu morceler bien des aires. Par ailleurs des plantes qui, actuellement, se trouvent dans les régions arctiques et les hautes montagnes de l'hémisphère Nord étaient, lors des glaciations, présentes dans les zones intermédiaires, où leur aire était normalement continue ; elles ont survécu là où un climat suffisamment froid a persisté.

Des faits tels que ce dernier amènent à envisager l'explication *écologique.* De fait, les exigences *auto-écologiques* des plantes rendent compte en partie, en conjonction avec les facteurs du sol, du climat, etc., de leur répartition géographique. A cet égard, les rapports qu'elles entretiennent avec celles qui y sont déjà jouent aussi un grand rôle ; ainsi, une plante de lumière ne franchira pas une importante zone boisée, même sous un climat convenable. Il faut donc tenir compte des rapports *synécologiques* de l'espèce qu'on considère et de celles qu'elle est susceptible de rencontrer. En outre, le peuplement animal a une grande importance dans la réalisation de la végéta-

tion d'un lieu. Des explications identiques sont nécessaires en ce qui concerne les aires du passé : il faut donc faire de la *paléo-écologie,* de la *paléoclimatologie,* etc.

Certaines plantes occupent des aires parce qu'elles viennent pour ainsi dire d'y naître : la biogéographie est donc un élément très important dans l'étude de la *genèse des taxons.*

Si les espèces entretiennent des relations étroites entre elles, il est normal de s'intéresser aux rapports existant entre leurs aires. Partout, les aires de nombreuses plantes se superposent et il apparaît une certaine *flore.* L'ensemble des taxons présents sur une plus ou moins grande surface définit la *composition floristique* de la végétation du lieu et contribue à donner leur faciès aux diverses *formations* qui constituent cette végétation. De plus, sur une petite surface, des plantes vont manquer bien qu'on se trouve à l'intérieur de leur aire. A l'endroit en question, on va pouvoir caractériser un groupement végétal par la présence de telles ou telles espèces, leur densité et leur mode de répartition local. Certains décriront, de façon rigide, de tels groupements comme des *associations végétales.* Cependant, elles ne sont pas immuables et leur évolution devra être étudiée : on parlera de *série de végétation* pour l'ensemble de la succession de groupements qui finalement se stabilise souvent pour assez longtemps.

Qu'il s'agisse de chorologie ou de l'étude des groupements, la biogéographie implique évidemment l'élaboration de cartes de répartitions des taxons et des groupements végétaux.

La chorologie

Pour établir les aires des taxons, il s'agit d'abord de connaître celles des taxons les plus inférieurs, surtout des espèces. La plupart du temps, une telle étude se fait en dépouillant des *listes de plantes,* ou *flores,* publiées pour les divers territoires. Pour plus de précision, on peut explorer systématiquement le territoire qu'on a reconnu occupé par une aire donnée, divisé en carrés de surface relativement petite (10 km de côté par exemple), et noter dans chacun de ces carrés la présence de l'espèce étudiée. Cette méthode ne peut être pratiquée que si l'aire est restreinte. Mais dans certains pays (Grande-Bretagne, Belgique), on a délimité avec une telle précision l'aire de la plupart des espèces; la portion de l'aire plus vaste de ces espèces qui y est comprise, est ainsi connue avec beaucoup de précision. Toutefois il faut se garder d'extrapoler trop vite de la répartition d'une espèce en une région donnée à sa répartition d'ensemble. Par exemple, *Trollius europaeus,* plante de climat froid, n'existe que dans la partie nord-ouest de la Grande-Bretagne, mais son aire est loin de s'arrêter là vers l'est : elle occupe les montagnes d'Europe, la Scandinavie, et tout le nord de l'Asie. Des cartes de répartitions précises facilitent l'explication des aires par les caractères géographiques et géologiques : elles peuvent être comparées à celles du relief, de la pluviosité, etc. La connaissance de l'aire des espèces permet évidemment d'établir celle des genres et des familles qui les renferment.

Une aire peut être *continue* ou *disjointe.* Elle est continue si elle forme un territoire unique où la plante se trouve sans interruption : c'est le cas de *Poa annua* répandu au moins dans les régions tempérées du monde entier. Sous les tropiques, cette Graminée ne se voit qu'en altitude. Même si la plante, du fait de son écologie, est moins abondante, sans que ses stations soient très éloignées les unes des autres sur un territoire donné, un tel territoire constituera encore pour elle une aire continue. C'est le cas de *Poa nemoralis,* par exemple, qui existe dans toute l'Europe et l'Asie tempérée, mais est moins répandu que *Poa annua.*

L'aire est disjointe lorsque, à côté d'une aire principale, se trouvent de petites aires secondaires, séparées de la première par de vastes territoires où la plante manque totalement. L'aire anglaise de *Trollius europaeus* est ainsi séparée de l'aire principale par toute la plaine française et le Bénélux; cette espèce se retrouve vers l'est à partir du Massif central, du Jura, des Alpes, de l'Allemagne et de la Scandinavie. Le phénomène peut être bien plus marqué : *Sagina procumbens* occupe toute l'Europe et l'Asie nord-occidentale, mais aussi le côté sud-ouest du Canada.



Hayon - Pitch

▲ ***L'étude descriptive des aires est la* chorologie*; une aire peut être* continue*, ou* disjointe *comme c'est le cas pour* Trollius europaeus *dont l'aire anglaise est séparée de l'aire principale (montagnes d'Europe, Scandinavie et nord de l'Asie) par toute la plaine française et le Bénélux où la plante manque totalement.***

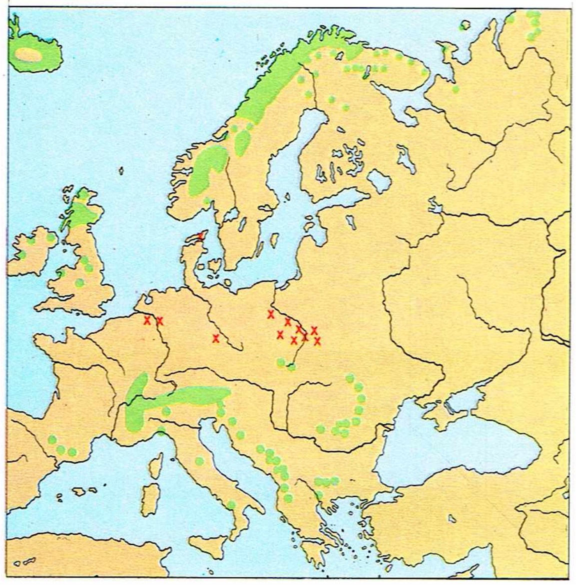
Des disjonctions apparentes peuvent être dues à des introductions récentes par l'homme : par exemple, *Poa nemoralis,* qui se rencontre lui aussi au sud-est et même au centre du Canada, y a manifestement été introduit par l'homme et ne dépasse pas les zones habitées. Il se propage de lui-même : il est donc *naturalisé,* mais il est *synanthropique.* Il ne supporte pas la compétition de flore indigène. *Sagina procumbens* qui semble bien indigène sur la côte américaine, est synanthropique en d'autres points d'Amérique, d'Asie et même de l'hémisphère Sud.

En cas de naturalisation parfaite, il est parfois difficile de savoir si une plante est indigène sur un territoire. Cela est plus aisé si on la trouve à l'état fossile ou si on la rencontre dans la région intermédiaire entre son aire principale et l'aire disjointe. Ainsi, *Dryas octopetala* manque entre les montagnes de Scandinavie et les Alpes, mais a laissé des fossiles au Danemark et en Allemagne du Nord. Sa distribution est arctico-alpine : il se voit aussi dans les montagnes de Grande-Bretagne et du sud de l'Europe; en Asie, il se trouve de la même façon dans le nord de la Sibérie et dans les montagnes d'Asie centrale.

Si les stations séparées de l'aire principale sont très exiguës et disséminées, il s'agit de *stations reliques,* plutôt que de portions de l'aire disjointe. *Linnaea borealis* a une distribution du type de celle du *Dryas,* mais n'existe



J.-F. Gonnet - Pitch



I.G.D.A.

▲ *A gauche,* **Dryas octopetala,** *qui manque entre les montagnes de Scandinavie et les Alpes et montagnes voisines, mais a laissé des fossiles au Danemark et en Allemagne du Nord; sa distribution* **est arctico-alpine.** *A droite, aire de distribution actuelle (en vert) et lieux de découverte de fossiles (croix rouges) de* **Dryas octopetala.**

▼ *A gauche,* **Linnaea borealis,** *dont la distribution est du type de celle de* **Dryas,** *n'existe au sud qu'en quelques rares points des Alpes, d'Allemagne et du Caucase* **(stations reliques).** *A droite, aire de distribution mondiale de* **Linnaea borealis.**

au sud qu'en quelques rares points des Alpes, d'Allemagne et du Caucase. (Il s'est cependant réinstallé en Allemagne du Nord, par suite d'introductions accidentelles à partir de la Scandinavie.)

Les aires peuvent être immenses, cosmopolites *(Poa annua),* surtout dans le cas de plantes aquatiques; elles peuvent occuper toutes les régions tempérées de l'hémisphère Nord, toutes les régions tropicales (pantropicales), les seules régions tropicales de l'Ancien ou du Nouveau Monde (paléo- ou néotropicales), ou les zones tempérées de l'hémisphère Sud, ou encore s'étendre dans les zones froides autour des pôles (circumpolaires ou arctiques, antarctiques).

Si l'aire est limitée à une région donnée, on parle d'*endémisme.* La région en question peut être d'importance très variable : les Broméliacées sont une famille endémique des Amériques (quoiqu'une espèce se trouve aussi sur la côte ouest d'Afrique tropicale; peut-être y a-t-elle été introduite par l'homme). De nombreuses espèces sont endémiques d'Europe ou de Madagascar, d'autres d'une portion des Pyrénées seulement.

L'histoire des aires

Les aires se modifient parfois à l'échelle de durée humaine, généralement sous l'influence de l'homme. Des plantes introduites au loin par l'homme peuvent trouver des conditions favorables et se répandre. *Conyza albida (C. naudinii),* d'Amérique du Sud, introduit à Collioure (Pyrénées-Orientales) vers 1870, a envahi le Sud-Ouest, le bassin occidental de la Loire, et s'avance maintenant jusqu'à Paris au moins. Il s'hybride avec *Conyza canadensis (Erigeron canadense),* répandu partout maintenant en Europe et dans le monde, mais depuis le XVIe siècle seulement. Auparavant, ce dernier ne se trouvait, comme le *Datura stramonium,* qu'en Amérique du Nord. En fait, dans de tels cas, l'homme ne fait que déclencher le mécanisme de conquête d'une aire nouvelle.

D'autres aires s'accroissent progressivement à partir de leur bordure jadis stable. Là aussi, l'action de l'homme peut être en partie en cause. *Berteroa incana* est une Crucifère d'Europe de l'Est et d'Asie centro-occidentale, que l'on connaît depuis la fin du XVIe siècle en Hongrie. Cette espèce est arrivée vers 1830 en Scandinavie, vers 1850 dans l'est de la France, vers 1870 en Touraine et au début de ce siècle en Grande-Bretagne. Dans le sud de la Scandinavie et l'est de la France, la plante est installée solidement; c'est une *néophyte.* Plus à l'est et au nord, elle est encore synanthropique, mais sans doute s'installera-t-elle plus largement dans ces régions aussi. Elle est aussi synanthropique en Amérique du Nord, comme beaucoup de plantes européennes.

Bien des plantes introduites n'ont guère de succès et disparaissent presque immédiatement *(éphémérophytes)* ou ne persistent guère *(adventices).* Si une plante est régulièrement cultivée, elle peut être constamment réintroduite, sans se multiplier elle-même, au voisinage des lieux de sa culture : elle est alors *subspontanée.* Les aires de plantes indigènes peuvent aussi se réduire très rapidement : les stations reliques disparaissent, souvent du fait de l'homme; mais cela n'est, en somme, que l'accélération d'un processus naturel. L'assèchement des marais, la lutte contre les « mauvaises herbes » des moissons *(messicoles)* rendent d'abord certaines plantes plus disséminées dans leur aire; puis ils peuvent réduire cette aire elle-même. Il est vrai qu'auparavant, l'aire des messicoles s'était étendue avant tout grâce aux cultures !

Mais on peut suspecter ou démontrer par le recours à la paléontologie le rétrécissement « catastrophique » de certaines aires sans que l'homme y soit pour rien. Ainsi, les distributions arctico-alpines s'expliquent par le réchauffement du climat après les glaciations. De nombreuses disjonctions doivent résulter de modifications écologiques profondes. *Cardamine impatiens,* à côté de son aire d'Europe et d'Asie occidentale, est présent en Asie centrale ainsi qu'au Japon, sur la côte mandchoue voisine, et en Chine du Nord; sans doute cette aire était-elle jadis continue. *Aconitum anthora* a une aire formée de six portions principales des Pyrénées à la Mandchourie : elle devait former une bande continue entre ces régions. Le recours aux fossiles, spécialement aux pollens, est fondamental pour révéler les fluctuations passées des aires. La famille des Magnoliacées, actuellement localisée en Extrême-Orient et en Indo-Malaisie, mais aussi dans l'est des États-Unis, l'Amérique centrale, les Guyanes et le sud-est du Brésil, présente des fossiles en Europe, dans le Caucase, l'est de l'Amérique du Nord, et même le Groenland et le Spitzberg. La disjonction de son aire actuelle laisse supposer l'ampleur de son aire continue ancienne, explicable grâce à la dérive des continents; ces plantes n'ont pu survivre dans tous les lieux qu'elles avaient un moment colonisés.

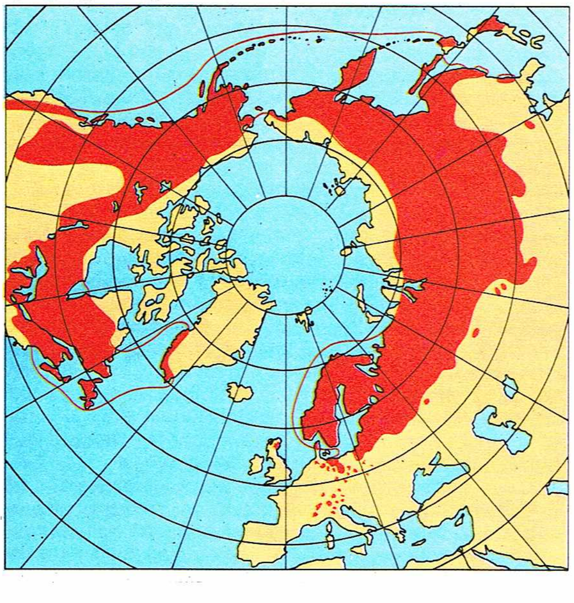
Une aire immense peut aussi se réduire *à une seule aire endémique* de faible étendue; rien sauf les fossiles ne permet alors de suspecter l'ancienne extension. *Sciadopitys verticillata* est limité actuellement au sud-est du Japon, mais des fossiles se trouvent en Sibérie, en Europe occidentale et du Nord, au sud du Groenland, et sur la côte voisine du Canada. En Angleterre, on trouve des fossiles du Jurassique, alors qu'au Japon, l'arbre est présent, au nord depuis la fin du Crétacé, et au sud depuis le Pliocène. C'est seulement dans cette région extrême de son expansion qu'il a pu survivre. Le séquoia *(Sequoiadendron giganteum),* dont l'aire actuelle est limitée aux sierras de Californie, occupait au Crétacé l'est des États-Unis jusqu'aux montagnes Rocheuses, le Groenland et l'Europe occidentale; c'est au Miocène qu'il a atteint le petit territoire où il a pu survivre, tandis qu'il s'éteignait ailleurs.

L'endémisme

Les aspects de l'endémisme ont été révélés surtout par C. Favarger. Ce chercheur a considéré particulièrement des taxons subspécifiques de la même espèce ou bien des espèces très voisines (ce qui revient au



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato



I.G.D.A.



C. Bevilacqua

même) et les a analysés aux points de vue biogéographique et cytologique; ses résultats permettent de comprendre l'endémisme des taxons supérieurs.

Sciadopitys verticillata et *Sequoiadendron giganteum* sont endémiques par restriction de leur aire : ce sont des *endémiques passifs*. Mais d'autres aires restreintes peuvent être celles de taxons qui viennent de naître : de tels taxons sont des *endémiques actifs*. Il peut s'agir d'hybrides apparus au point de contact de deux aires, devenus fertiles, et constituant un taxon nouveau, lequel peut être assez caractérisé pour qu'on en fasse une espèce. Il peut également s'agir d'un taxon formé parmi les populations d'une espèce à aire plus vaste, soit par sélection de mutants adaptés aux conditions écologiques de l'aire de l'endémique, qui seraient alors des écotypes très caractérisés, soit simplement par survie de formes différentes du type de l'espèce, mais non spécialement adaptatives *(dérive génétique)*.

Spartina X townsendii est un hybride fertile qui s'est formé aux environs de Southampton vers 1870 à partir de *S. stricta* et de *S. alterniflora*, ce dernier d'ailleurs introduit d'Amérique du Nord. D'abord endémique, il s'est répandu vigoureusement et cette expansion a été beaucoup favorisée par l'homme, jusque dans l'hémisphère Sud. Un endémique ne l'est donc pas forcément à perpétuité. De tels hybrides fertiles peuvent apparaître en plusieurs points de l'aire commune de leurs parents. Le taxon qu'ils forment, souvent considéré comme une nouvelle espèce, est alors d'origine *polytopique*.

Un taxon endémique ainsi formé à partir d'un ou plusieurs autres est *apoendémique*. Il est souvent polyploïde, soit que la polyploïdie soit nécessaire à sa fertilité, soit qu'elle aille de pair avec une plus grande résistance. *Nigella arvensis*, dont l'aire occupe l'Europe centro-occidentale, l'Asie occidentale et l'Afrique du Nord, est apparenté à plusieurs endémiques de la région de la mer Égée, qui semblent s'être différenciés à partir de lui par apoendémisme. Comme leurs habitats sont comparables, leur genèse semble plutôt due à la dérive génétique. Il reste à déterminer si celle-ci est due au hasard.

Il peut aussi arriver qu'un endémique soit étroitement apparenté à une espèce à aire vaste, dans laquelle sa petite aire est incluse, mais que l'on ait des raisons de penser que l'endémique est plus primitif que l'espèce commune, soit à cause de sa morphologie, soit parce qu'il est diploïde alors que cette dernière est polyploïde. Il y a alors *patroendémisme :* un taxon demeuré endémique a donné un autre taxon plus conquérant, qui a envahi une aire bien plus vaste. Ainsi *Papaver rumelicum*, endémique du nord-est des Balkans, est peut-être la forme souche de *P. rhoeas*, dont il peut être considéré comme sous-espèce ou variété, et dont l'aire s'étend à l'Europe centro-occidentale, l'Asie occidentale et l'Afrique du Nord, englobant évidemment celle de *P. rumelicum*. L'aire de *P. rhoeas* a d'ailleurs été étendue par l'action de l'homme.

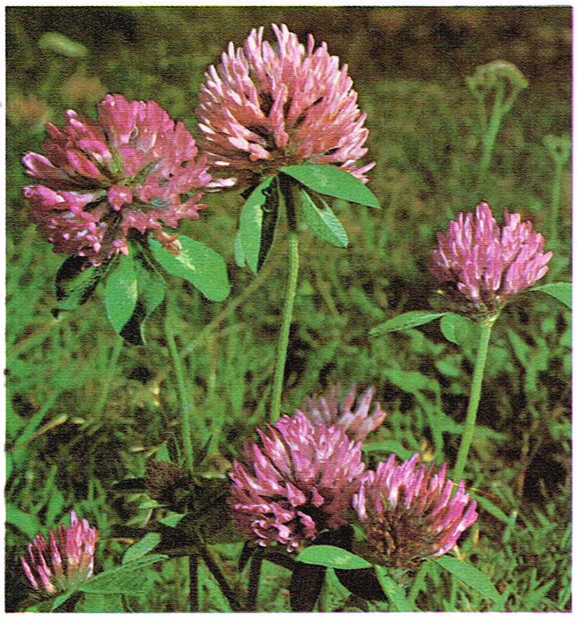
Lorsqu'une aire est morcelée, les populations d'un même taxon situées dans chaque portion peuvent se différencier sans échanger de gènes entre elles, du fait de l'éloignement, et deviennent autant de taxons, qui sont dits *schizoendémiques*. Un taxon s'est alors divisé en plusieurs endémiques et, de ce fait, a disparu. Ce phénomène, répandu dans les montagnes d'Europe, peut s'accompagner de modifications chromosomiques. Trois taxons d'*Iberis* du groupe *spathulata*, ibériques, ont un nombre chromosomique de base 7, alors que ceux des Alpes ont un nombre de base 9. Comme pour les nigelles égéennes, les conditions de milieu sont les mêmes pour ces divers taxons, qui sont donc *vicariants* puisqu'ils sont de morphologie très voisine et occupent le même milieu; comme les nigelles, ils sont *endémo-vicariants*.

Bien entendu, on peut aussi envisager que le taxon mère demeure stable sur une partie de son aire morcelée, tandis qu'une ou plusieurs portions de celle-ci donnent naissance à d'autres taxons voisins. Le résultat, considéré à lui seul, sera impossible à distinguer du précédent. Cependant, on peut, semble-t-il, voir le phénomène se produire actuellement : *Viola rostrata* est présent dans l'est des États-Unis et au Japon, et les plantes japonaises, très voisines, sont considérées comme une variété spéciale : peut-être deviendront-elles un jour suffisamment différentes pour mériter le rang d'espèce sans que se modifient les populations américaines. Il y a là une forme d'apoendémisme en rapport avec la disjonction.

Les taxons apo- ou schizoendémiques sont plus nombreux dans certaines régions, soit que les conditions écologiques les séparent simplement par sélection de leurs taxons mères, soit qu'elles induisent de plus leur variabilité, d'où des formes plus nombreuses parmi

▲ *L'aire de* **Papaver rhoeas** *s'étend à l'Europe centro-occidentale, à l'Asie occidentale et à l'Afrique du Nord, englobant celle de* **P. rumelicum**, *endémique du nord-est des Balkans et, peut-être, sa forme souche; on parle alors de* **patroendémisme**.

► *Le genre* **Trifolium** *a une aire immense en Eurasie, en Amérique du Nord et du Sud et en Afrique du Nord, orientale et du Sud, mais la plus forte concentration d'espèces se trouve dans la région méditerranéenne, qui semble être le lieu de naissance du genre.*



Archives P2

lesquelles la sélection pourra choisir, ou qui se conserveront simplement. Il en est ainsi des montagnes, des déserts ou des îles : tous ces territoires tendent à isoler les populations et à les empêcher d'échanger librement leurs gènes, maintenant ainsi les génotypes qui pourront être sélectionnés. 75 % des taxons du Haut-Atlas marocain sont endémiques de cette région, comme le sont 38 % des plantes de montagne de la Corse, région isolée du continent depuis le Miocène. L'endémisme peut cependant également être passif dans ces endroits. Dans beaucoup de cas, il est très difficile de savoir si une aire endémique n'est pas le résidu d'une aire plus vaste : beaucoup de recherches, paléontologiques en particulier, sont encore nécessaires sur ces sujets.

Par ailleurs, les plantes sont plus ou moins aptes à former des endémiques suivant les genres. 20 % des saules d'Europe, 50 % des silènes, 83 % des alchemilles sont endémiques. Dans le dernier cas, l'abondance est due à l'apomixie, qui maintient sans mélange des phénotypes divers dus aux génotypes mutants et qui semblent par ailleurs avoir un intérêt adaptatif. Bon nombre des silènes et alchemilles endémiques en Europe sont d'ailleurs limités à des territoires bien plus exigus à l'intérieur du continent.

La chorologie et le lieu de naissance des espèces et des genres

Les travaux de taxonomie expérimentale révélant des modes de formation de taxons nouveaux dont nous venons de parler mettent surtout en cause des taxons infraspécifiques ou des espèces très voisines. Leurs résultats peuvent cependant éclairer le mode de formation d'espèces bien tranchées ou de genres, ainsi que les aspects biogéographiques qui les manifestent.

Pour un genre donné, on observe en général qu'une portion de l'aire au moins comporte de nombreuses espèces, dont beaucoup sont endémiques, d'autres s'étendant aussi au loin. Ce fait est interprété comme correspondant à une intense diversification liée à la jeunesse du genre en question. Celui-ci serait né là, les espèces s'y seraient multipliées (puisqu'il y est présent depuis longtemps), beaucoup étant condamnées à demeurer locales, d'autres réussissant à s'étendre ou à produire des espèces nouvelles qui se sont répandues. Il est bien entendu difficile de savoir si ce *centre de spéciation* n'est pas en fait un lieu d'apoendémisme intense : des espèces diverses, nées au loin, auraient différencié de nombreuses endémiques dans ce lieu privilégié. Une telle interprétation est très vraisemblable pour beaucoup de centres s'il en existe plusieurs dans l'aire d'un genre : à moins d'admettre que celui-ci soit d'origine polytopique, un seul centre peut être son berceau. Le genre *Trifolium* a une aire immense en Eurasie, en Amérique du Nord et du Sud et en Afrique du Nord, orientale et du Sud. Une forte concentration d'espèces se trouve dans la région méditerranéenne (en Asie Mineure, il existe 76 espèces, en Espagne 50, dans le midi de la France 54), qui semble être le lieu de la naissance du genre. Il y a de moins en moins d'espèces au fur et à mesure qu'on s'éloigne de cette région : il n'y en a plus que 5 en Afrique du Sud, 2 au Japon et 7 dans l'est des États-Unis. Toutefois les espèces redeviennent nombreuses dans l'ouest de l'Amérique du Nord ainsi qu'au Chili, sans toutefois atteindre la densité méditerranéenne ; on peut penser qu'il y aurait là des *centres de spéciation secondaires,* par apoendémisme. Il reste pourtant à démontrer que le centre où la densité des espèces est la plus grande est bien le lieu de la naissance du genre. De la même façon, au niveau des genres d'une famille, on trouvera un ou plusieurs centres de multiplication de ces taxons.

Pour préciser la signification de ces centres, les données biogéographiques doivent être mises en rapport avec celles de la systématique phylogénétique. Des arguments morphologiques, anatomiques, palynologiques, etc., peuvent montrer que certaines espèces ou certains genres sont plus primitifs que d'autres et qu'ils sont présents uniquement ou plus abondamment dans l'un des centres. On pourra penser alors qu'il s'agit de celui de l'apparition du taxon en question. Mais il se peut aussi que l'espèce la plus primitive manque dans le centre unique de spéciation, qui est alors centre d'apoendémisme. C'est le cas de la tribu des Stapéliées en Afrique du Sud, le genre monospécifique le plus primitif étant indien (Good).

Il est clair que les migrations qui permettent à un genre ou une famille d'occuper une aire très vaste peuvent ne pas s'accompagner de modifications importantes, puisque des espèces ont pu occuper une grande partie de la terre tout en restant elles-mêmes. Mais la migration progressive s'accompagne souvent aussi de différenciations ; même lorsqu'on ne note pas de concentration d'espèces ou de genres, on remarque que certains de ces taxons localisés dans des territoires précis sont plus primitifs que les autres, et semblent donc plus proches du lieu d'origine du genre ou de la famille (ce qui ne veut pas dire qu'ils marquent véritablement l'emplacement de ce lieu).

Les *Nothofagus* ont ainsi une aire disjointe formée de plages, au Chili, en Nouvelle-Zélande, en Australie, en Nouvelle-Calédonie et en Nouvelle-Guinée ; l'espèce la plus primitive par la morphologie de ses infrutescences se trouve au Chili ; une espèce plus évoluée se trouve en Nouvelle-Zélande, et l'évolution se poursuit en Nouvelle-Calédonie, s'achevant en Nouvelle-Guinée. Cette évolution se manifeste par la réduction du nombre de bractées et de fruits dans les inflorescences partielles et par le passage de celles-ci de la trimérie à la dimérie. Elle semble bien indiquer le sens de la migration différenciatrice : des espèces sont demeurées en chaque point de l'aire sans subir de modifications importantes, tandis que s'avançaient d'autres espèces plus évoluées (Melville).

Au niveau familial, les Vochysiacées du Brésil montrent des caractères plus primitifs que celles d'Amérique centrale. Les secondes proviennent sans doute des premières par migration accompagnée de spécialisation. C'est une sorte d'*apoendémisme générique* lié à la migration.

La chorologie et l'origine des Angiospermes

Les familles d'Angiospermes, comme tous les taxons, sont généralement plus nombreuses en zone tropicale. Mais de plus, les familles présentes dans la forêt tropicale sont plus primitives qu'ailleurs (Sporne). Si l'on étudie les familles de Ranales arborescentes, qui semblent les plus primitives des Angiospermes (ce qui ne veut pas dire que chacune soit primitive dans *tous* ses caractères), on trouve avec Smith que le plus grand nombre d'entre elles est présent en Asie du Sud-Est et en Australasie, alors que l'Afrique en comporte moitié moins, et l'Amérique un nombre intermédiaire. Cette densité de familles primitives peut conduire à admettre que les Angiospermes sont nées dans ce qui est actuellement le Sud-Est asiatique et l'Australasie, d'autant plus que de nombreux genres, surtout tropicaux, ont dans cette zone leur centre de spéciation (Smith), ou bien qu'elles sont apparues dans toutes les zones équatoriales, les groupes primitifs n'ayant survécu que dans le Sud-Est asiatique et l'Australasie (Aubréville).



◀ *Les* **Nothofagus** *(ici, en Amérique du Sud) sont un exemple caractéristique que la migration progressive du genre ou de la famille s'accompagne de modifications importantes. Cette évolution se manifeste notamment dans la morphologie diverse des infrutescences.*

Il faut pourtant remarquer que les rares données paléontologiques montrent que les plus anciens pollens attribuables aux Angiospermes *(Clavatipollenites)* se rencontrent dans le Lias (Jurassique supérieur) d'Europe centrale, puis un peu plus tard en Égypte, mais aussi au Canada, c'est-à-dire, en tenant compte des reconstitutions paléogéographiques qui mettent en cause la dérive des continents, dans des régions qui pouvaient être situées à la latitude du Maroc actuel. Ces pollens sont comparables à ceux des Chloranthacées, des Myristicacées et des Canellacées, familles actuellement considérées comme primitives (les deux dernières proches des Anonacées, elles aussi primitives). Cela confirme le bien-fondé des études phylogénétiques utilisant les plantes actuelles; mais on peut alors se demander si ces familles n'ont pas été jadis plus répandues et si leur localisation tropicale, particulièrement dans le Sud-Est asiatique, n'est pas un phénomène d'endémisme passif. Il ne faut pas oublier, le *Sequoiadendron* et le *Sciadopitys* nous l'ont montré, que des taxons peuvent ne survivre que dans des lieux très éloignés de celui de leur naissance.

La forêt tropicale pourrait ainsi n'être qu'une zone d'endémisme passif. Elle ne semble pas induire un endémisme actif au niveau spécifique : Stebbins a fait remarquer que le nombre d'espèces par genre y est plutôt plus faible que dans les zones relativement sèches (Californie) : c'est au grand nombre de genres et, accessoirement, de familles que la forêt dense doit sa richesse floristique. Le même chercheur pense que la différenciation des genres, comme celle des espèces, s'est faite en milieu semi-aride. On peut se demander si les Angiospermes ne sont pas nées dans de tels milieux; cela concorderait assez bien avec le lieu où ont été trouvés les plus anciens pollens. Encore d'après Stebbins, le grand nombre de genres de la forêt tropicale provient de ce que les extinctions de taxons y sont plus rares, du fait de la stabilité du milieu.

En somme, si les plantes qui ont conservé le plus de caractères primitifs se trouvent aujourd'hui dans les zones tropicales, il est peu probable qu'elles y soient nées ou qu'elles soient nées sous un climat tropical. Cela n'exclut pas que des migrations accompagnées de différenciation aient pu se produire ensuite à partir d'un refuge tropical dans le Sud-Est asiatique et l'Australasie. Mais il ne paraît pas justifié pour l'instant de faire dériver de plantes localisées là les familles de la flore tempérée qui paraissent elles aussi primitives, qu'il s'agisse de Ranales ou d'Amentifères.

La chorologie et la dérive des continents

Le phénomène de la dérive des continents est maintenant universellement admis, grâce aux arguments paléomagnétiques et géophysiques. Les courants de convection dans la couche supérieure du globe, dus à l'existence des zones profondes plus chaudes, fournissent l'explication de l'étalement des fonds marins de part et d'autre de lignes précises, qui écarte progressivement les continents des deux côtés. Il y avait probablement au début du Primaire trois masses continentales : le Gondwana au sud, l'ensemble de l'Europe et de l'Amérique du Nord, et l'Asie (moins l'Inde). Ces blocs s'unirent en une pangée, et leurs zones d'affrontement donnèrent naissance à l'Oural et aux chaînes appalachiennes et calédoniennes. Ainsi, les terres émergées étaient devenues continues au Permien, au Carbonifère et au Trias.

Il est probable que des ancêtres des Angiospermes ont commencé à se différencier dès le Trias ou au début du Jurassique. Comme nous l'avons vu, des pollens angiospermiens se trouvaient à la fin du Jurassique en des points éloignés, ce qui implique sans doute une origine plus ancienne du groupe et des migrations subséquentes, à moins, ce qui n'est pas probable, que nous n'ayons affaire à un groupe polyphylétique. Nées quelque part sur la pangée, en zone sèche peut-être, les Angiospermes, encore rares, ont dû pourtant se répandre sur une bonne partie de sa surface.

Au Silurien (Ordovicien), la pangée était disposée de telle façon que le pôle Sud fût près de l'Afrique du Nord actuelle. C'est pourquoi le Sahara était le théâtre d'une glaciation intense. La pangée montait vers le nord et, à la fin du Carbonifère, l'Europe était arrivée sur l'équateur (effectivement, on y trouvait une forêt équatoriale, où se sont formées des houilles). Une bonne partie de l'ancien Gondwana était sous les glaces.

Mais la mer s'avança dès le Primaire à partir de l'est, sous forme d'un golfe géant, ou Thétys, entre l'Afrique et l'Asie. Celui-ci tendit à devenir moins profond par la suite, et une petite portion en devint la Méditerranée. Mais surtout, à partir de la fin du Jurassique, une fente apparut à l'emplacement du centre de l'Atlantique actuel, séparant les deux Amériques en progressant vers l'ouest, pour se transformer en un immense golfe du Pacifique. L'Amérique du Sud se sépara alors du nord de l'Afrique par prolongement vers le sud de ce golfe, tandis que l'ensemble de l'Australie, de l'Antarctique et de l'Amérique du Sud se détachait, donnant alors naissance à l'Atlantique Sud qui confluait avec le golfe précédent. De l'autre côté de l'Afrique se séparait l'Inde, qui remontait vers l'Asie, tandis que la Thétys se réduisait à une mer épicontinentale.

Au milieu du Crétacé, cette séparation n'était pas encore totale. L'Atlantique Sud était né à la fin du Crétacé, et l'Inde isolée au milieu de l'Éocène. A cette époque, l'Australie se séparait de l'est de l'Antarctique pour remonter elle aussi vers le nord-est et faire irruption dans l'Insulinde. La continuité de la Terre de Feu et de l'ouest de l'Antarctique était aussi rompue. En se dirigeant vers l'Asie, l'Inde abandonnait une partie d'elle-même : Madagascar, dont l'isolement était acquis à l'Éocène.

Pendant ce temps l'Amérique du Nord s'était progressivement séparée de l'Europe. A l'Éocène, cette séparation n'était pas très avancée, et le Groenland était encore uni à l'Amérique ; il s'en séparait vers le Miocène, tandis que la continuité des deux Amériques, rompue depuis plus de 100 millions d'années, se rétablissait progressivement. A la fin du Tertiaire, l'Inde arrivait près de l'Asie, et leur affrontement donnait naissance à l'Himalaya, tandis qu'un mouvement plus léger de l'Afrique vers le nord faisait surgir les Alpes et les Carpates. Ces mouvements, évidemment fort lents, se poursuivent apparemment encore.

La pangée, ainsi en désorganisation, continuait à se déplacer vers le nord dans son ensemble. Au début du Jurassique, l'équateur coupait à peine l'extrême nord de l'Amérique du Sud et traversait obliquement le Sahara du sud-ouest au nord-est, l'Afrique étant inclinée. A la fin de l'Éocène, il n'était plus très loin de sa position actuelle.

Ce morcellement des terres a fragmenté l'aire de taxons qui avaient pu auparavant s'étendre suffisamment. C'est ainsi que l'on peut comprendre leur présence en Europe (ou en Eurasie) et en Amérique du Nord, ou bien en Afrique occidentale et en Amérique du Sud. Les aires pantropicales s'expliquent aussi de cette façon. Il ne faut toutefois pas oublier la possibilité de transferts transocéaniques qui ont pu se produire plus facilement lorsque l'Atlantique était moins large, notamment dans les cas d'espèces essentiellement américaines et présentes seulement sur une petite aire côtière en Afrique occidentale. Aujourd'hui encore, des fruits de palmiers brésiliens *(Attalea)* peuvent échouer sur les côtes de Bretagne (il est vrai que leurs graines sont mortes).

La présence de certaines espèces sur la côte pacifique de l'Amérique du Sud et en Polynésie ou en Nouvelle-Zélande s'explique aisément (sans qu'il soit nécessaire de faire intervenir des migrations transocéaniques) par la continuité de ces territoires, assurée grâce au continent antarctique avant la dislocation de la pangée à une époque où cette région était assez loin du pôle.

A titre d'exemples plus précis de distributions faciles à interpréter grâce à la dérive des continents, on peut citer, avec Melville, celle du genre *Cneorum* dont les trois espèces se trouvent respectivement sur les côtes nord-occidentales de la Méditerranée, aux Canaries et à Cuba, ou bien celle de la famille des Canellacées. Cette dernière est présente à Madagascar, en Afrique orientale, aux Antilles, en Amérique du Sud et jusqu'en Floride. Les migrations du *Sciadopitys* et du *Sequoiadendron giganteum* n'ont pu se faire que grâce à l'existence de la pangée. La biogéographie des Bryophytes notamment est aussi éclairée par la notion de dérive des continents.

Zones de végétation et grandes divisions floristiques

Les végétaux d'un territoire donné constituent dans leur ensemble sa *flore,* ou *cortège floristique*. Les aires d'un nombre suffisant d'entre eux se superposent, au moins en partie, pour former un *territoire floristique,* comme la région méditerranéenne. Ainsi, l'olivier, le chêne vert, l'arbousier, etc., caractérisent cette dernière. Au sein d'un tel territoire, comme la flore est relativement homogène, on atteindra vite une surface abritant un nombre d'espèces non susceptible d'augmentation lorsque la surface étudiée augmentera. Toujours dans la région méditerranéenne, cette surface minimale sera d'environ 150 000 km². Pour des surfaces plus grandes, les espèces changent en partie, mais leur nombre total n'augmente plus notablement.

La richesse en espèces pour un territoire de référence (10 000 km²) varie avec les territoires et atteint son maximum en forêt tropicale. Certains centres d'endémisme sont aussi spécialement favorisés (Le Cap, Madagascar). Mais le cortège floristique d'un territoire comme celui de la Méditerranée est en rapport avec des conditions écologiques. Des conditions très comparables se retrouvent ailleurs sur la terre : en Californie, au Cap, etc. Il est intéressant de comparer la physionomie de ces territoires, dont les cortèges floristiques peuvent être fort différents mais où les espèces peuvent occuper des « niches écologiques » très semblables et donc être vicariantes. Ces espèces vicariantes peuvent être apparentées systématiquement ou très distinctes, leurs morphologies et leurs modes de vie similaires étant alors affaire de pure convergence. A ce point de vue, les divers aspects de la végétation méditerranéenne, la forêt dense tropicale, la forêt tempérée de feuillus, la forêt mixte ou celle de Conifères, la steppe tropicale ou tempérée, la toundra sont des entités, ou *formations végétales,* réalisées par des flores variées.

Ces grandes formations caractérisent des *zones de végétation* s'échelonnant en latitude, et dont une image est donnée par l'étagement de la végétation des montagnes avec l'altitude.

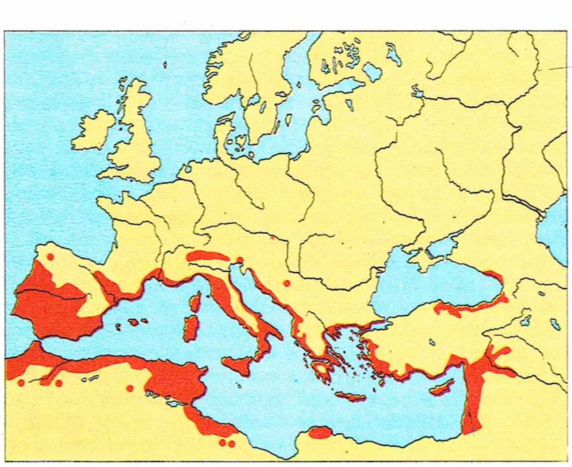
On peut, en se fondant sur la composition floristique, diviser la planète en plusieurs *empires,* ou *zones, floristiques* caractérisés par leur flore et présentant chacun diverses formations suivant les conditions écologiques : les empires holarctique, néo- et paléotropical, australien, du Cap et antarctique. Ces empires sont divisés à leur tour en domaines plus petits dans lesquels non seulement la flore, mais aussi les formations végétales sont plus homogènes. La région méditerranéenne est l'un de ces domaines. Le domaine atlantique, avec les côtes ouest de l'Europe et toutes les îles Britanniques, est également bien caractérisé. Des espèces sont plus ou moins inféodées à ces régions : par exemple, l'aire des plantes atlantiques ne dépasse pas une ligne qui joint Bordeaux à Orléans et Paris, ou bien atteint le Rhône et le Rhin (la plante est alors subatlantique). Certaines plantes méditerranéennes remontent au nord, le long des côtes atlantiques, ou même à l'intérieur des terres dans des stations bien exposées (plantes latéméditerranéennes).

Les grands empires et domaines n'ont évidemment pas toujours été localisés comme ils le sont maintenant. Les mouvements de la pangée dont nous avons parlé ont placé pour un temps le Sahara dans l'empire antarctique, et l'Europe dans l'empire paléotropical ; le tropique du Cancer passait encore par l'Espagne à la fin du Crétacé. Il est vrai qu'à ces époques les flores étaient bien différentes : lorsque le Sahara était dans l'empire antarctique, les plantes vasculaires étaient à peine nées.

Description fine et histoire de la végétation

Dans un territoire floristique donné, l'écologie varie et entraîne la présence de groupements plus particuliers de plantes, qui donnent à petite échelle sa physionomie à la végétation. On peut alors définir localement des territoires floristiques de second ordre, dans lesquels la flore est homogène dès qu'on a atteint une aire limite, cette fois fort exiguë (50 m² par exemple). Ce sont des *associations végétales*. Ces associations sont extrêmement nombreuses, et on en trouve évidemment de vicariantes pour une écologie constante sous des compositions floristiques diverses. On les nomme d'après une *espèce caractéristique,* qui n'est pas forcément très abondante ; une nomenclature latine assez lourde a été conçue pour cela, par J. Braun-Blanquet en particulier. Ces associations ont été rassemblées à leur tour en *ordres* et *alliances*. Elles sont peu nettes dans les forêts tropicales. Bien entendu beaucoup de plantes peu exigeantes peuvent se trouver dans de nombreuses associations.

D'une part, les associations peuvent passer progressivement les unes aux autres dans l'espace si les conditions



▶ *Le domaine méditerranéen (région méditerranéenne) [en rouge] est caractérisé par la distribution de l'olivier.*

I.G.D.A.



C. Bevilacqua

◀ *Dans un* **territoire floristique,** *la* **flore** *ou* **cortège floristique** *est relativement homogène. L'olivier, l'arbousier et le chêne vert caractérisent ainsi la flore méditerranéenne.*

écologiques ne se modifient pas brusquement. D'autre part, en un lieu donné, elles passent les unes aux autres de façon plus ou moins bien définie avec le temps. Ces faits, très bien étudiés par Braun-Blanquet lui-même, révèlent le *dynamisme de la végétation.*

Il semble qu'en tout lieu la végétation tende vers un type forestier; la forêt est donc le *climax* de toute végétation. Ce climax ne peut être atteint, pendant une période donnée, sur de vastes surfaces de la terre (déserts, zones froides, etc.), qui pourtant ont pu ou pourront être garnies de forêts. Même dans les régions où il peut être obtenu, comme les nôtres, il ne l'est pas partout. Il est atteint progressivement, grâce à une suite de stades menant de pelouses à des formations arbustives, puis forestières. L'évolution, qui forme une série de végétation, est souvent interrompue, notamment du fait de l'action des animaux (pâturages) ou de l'homme, mais aussi de celle du climat. Par exemple, une végétation qui se serait acheminée vers une forêt de chênes verts va s'arrêter au stade d'une brousse à chênes kermès. Il s'agit alors d'un *subclimax,* qui, dans ce cas et dans des conditions convenables, peut reprendre son évolution vers le stade à chênes verts. Mais, une fois formée, la forêt de chênes verts pourra se voir dégradée, pour les raisons déjà indiquées, en une nouvelle pelouse sur laquelle s'installera cette fois-ci non plus du chêne kermès, mais du pin d'Alep, pour peu que le sol ou le climat se soient un peu modifiés. Ce sera un *paraclimax,* qui est à vrai dire de même signification que le stade à chêne vert, souvent considéré comme climax unique, mais lié à des conditions un peu différentes. De toute manière, la région méditerranéenne, qui abrite ces divers paraclimax, ne restera pas toujours méditerranéenne; bien d'autres paraclimax plus ou moins forestiers suivront.

L'examen des pollens d'âges croissants accumulés dans les tourbières montre ainsi une dominance de diverses espèces arborescentes, qui se succèdent les unes aux autres et sont sans doute représentatives de « climax » successifs du lieu (Ozenda). Ceux-ci n'étaient donc bien, en fait, que des paraclimax.

De la même façon, en bien des endroits de la zone atlantique, la végétation évolue vers une chênaie, à chêne sessile surtout, mais celle-ci ne se réalisant pas toujours, l'évolution peut mener à des formations de chênes tauzins, voire simplement à des populations de bouleaux. Si la chênaie est réalisée, elle n'est ni forcément ni infiniment stable, le climat, les animaux et l'homme pouvant entraîner sa régression sous forme de lande, qui spontanément se reboise en bouleaux ou en chênes tauzins, son sol podzolique ne permettant plus l'installation de chênes sessiles. Là aussi, il n'y a que divers paraclimax, de rang finalement identique, liés à diverses conditions éco-climatiques (Couderc et Guédès).

On conçoit l'intérêt de procéder, pour des régions d'assez petite surface, à la cartographie de la végétation. Certains s'attachent à la délimitation des très nombreuses associations. D'autres, depuis H. Gaussen pour ce qui est de la France, constituent des groupements plus souples dont ils cherchent à révéler la sériation dans le temps, dans les conditions actuelles. C'est dans cette perspective de mise en évidence des séries de végétations que la carte de la végétation de la France au 1/200 000 est maintenant en bonne voie d'achèvement. La connaissance de la végétation naturelle indique les conditions écologiques locales et révèle les possibilités d'aménagement (reboisements, cultures, etc.) d'un lieu donné.

BIBLIOGRAPHIE

ANDREWARTHA H.G. et BIRCH L.C., *The Distribution and Abundance of Animals,* University of Chicago Press, 782 p., 1954. - BACHELIER G., *la Vie animale dans les sols,* Éd. de l'Orstom, 279 p., 1963. - DE BEAUFORT L.F., *Zoogeography of the Land and Inland Waters,* Sidwick and Jackson, London, 1951. - CLOUDSLEY-THOMPSON J.L. et CHADWICK M.J., *Life in Deserts,* Foulis, London, 1964. - DEKEYSER P.L. et DÉRIVOT J., *la Vie animale au Sahara,* Armand Colin, Paris, 1959. - DUSSART B., *Limnologie,* Gauthier-Villars, Paris, 1966. - FURON R., *Causes de la répartition des êtres vivants,* Masson, Paris, 1958. - LEMÉE G., *Précis de biogéographie,* Masson, Paris, 1967. - MERTENS R., *Die Tierwelt des tropischen Regenwaldes,* Kramer, Frankfurt, 1948. - PÉRÈS J.M. et DEVÈZE L., *Océanographie biologique et biologie marine,* t. I, 541 p., t. II, 514 p., Presses universitaires, Paris, 1961-1963. - PETTER F., *Répartition géographique et écologie des Rongeurs désertiques,* in *Mammalia,* 25, p. 1 à 222. - PRENANT M., *Géographie des animaux,* Armand Colin, 195 p., Paris, 1933. -

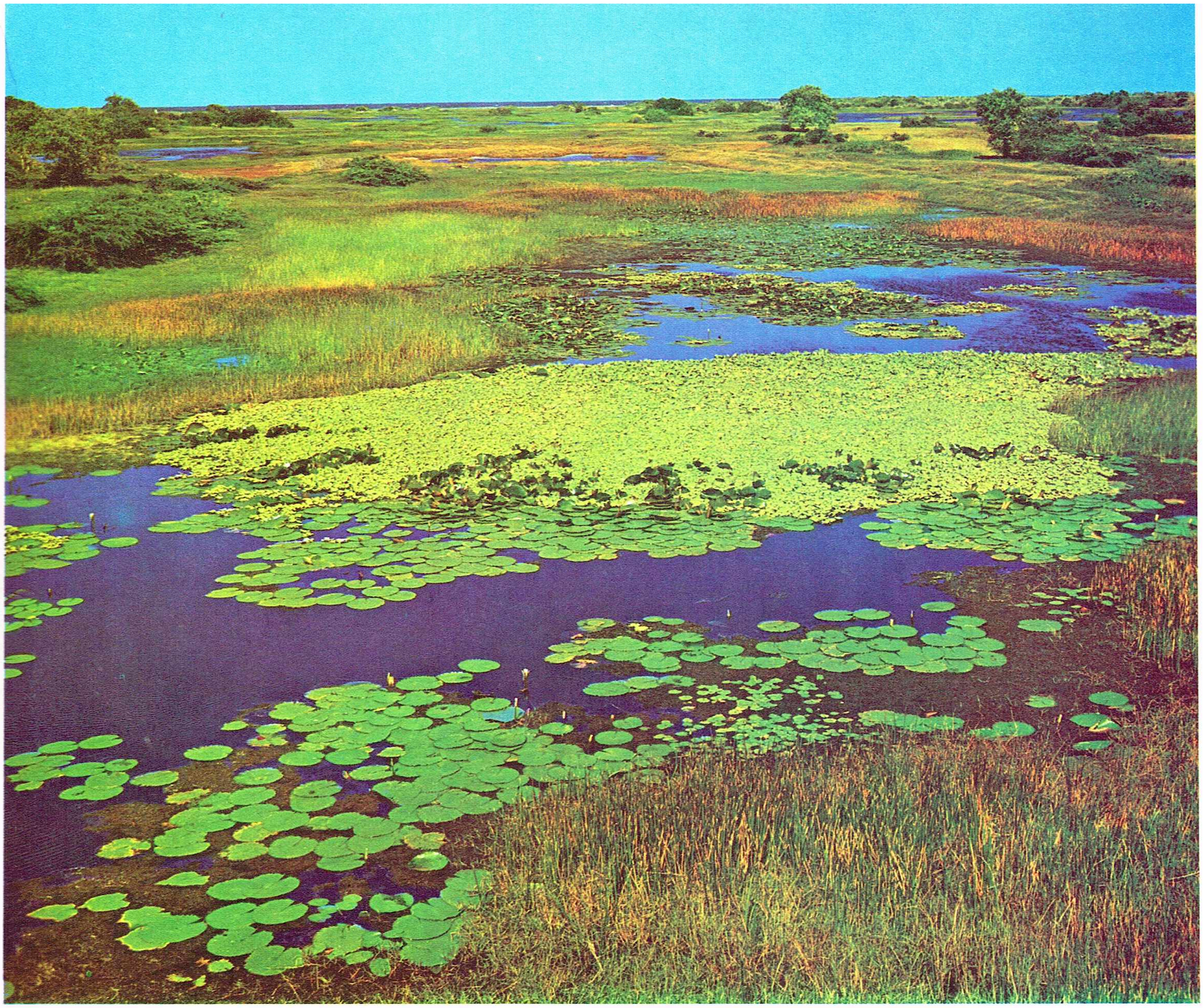


Archives P2

▲ **Pinus pinea *et* Pinus halepensis.**

RICHARDS P.W., *The Tropical Rain Forest.* An Ecological Study, Cambridge University Press, 1957. - VANDEL A., *Biospéléologie. La Biologie des animaux cavernicoles,* Gauthier-Villars, 619 p., Paris, 1964. - WEAVER J.E., *North American Prairie,* Johnsen Publ., Lincoln Nebr., 1954.

BARRY COX C., HEALEY I.N. et MOORE P.O., *Biogeography,* Oxford, 1973. - BIROT P., *les Formations végétales du globe,* Paris, 1965. - BOURNÉRIAS M., *Guide des groupements végétaux de la Région parisienne,* Paris, 1968. - BRAUN-BLANQUET J., *Pflanzensoziologie,* 3e éd., Vienne, 1964. - CAIN S.A., *Foundations of Plant Geography,* New York, 1944. - *Carte de la végétation de la France au 1/200 000,* en cours depuis 1947, Paris. - DANSEREAU P., *Biogeography. An Ecological Perspective,* New York, 1957. - DARLINGTON P.J., *Biogeography of the Southern End of the World,* Cambridge, U.S.A., 1965. - EXCERPTA BOTANICA, B. Sociologica (bibliographies périodiques), Stuttgart, dep. 1949. - FAVARGER C., *Cytologie et distribution des plantes, Biol. Rev.,* 42, 163-206, 1967. - GAUSSEN H., *Géographie des plantes,* 2e éd., Paris, 1954. - GOOD R., *The Geography of the Flowering Plants,* 4e éd., Londres, 1974. - GUINOCHET M., *Logique et dynamique du peuplement végétal,* Paris, 1955. - ID., *Phytosociologie,* Paris, 1973. - HALLAM A., *A Revolution in Earth Sciences. From Continental Drift to Plate Tectonics,* Oxford, 1973. - ID., *éd. Atlas of Palaeobiogeography,* Amsterdam, 1973. - HULTEN E., *Atlas of the Distribution of Vascular Plants in NW Europe,* 2e éd., Stockholm, 1971. - ID., *The Amphi-atlantic Plants,* in *Kungl. svenska Vetenskapsakad. Handl.,* sér. 4, 7 (1), 1958. - ID., *The Circumpolar Plants,* 2 vol. - *Ibid.,* 8 (5) et 13 (1), 1964-1971. - HUTCHINSON J., *The Families of Flowering Plants,* 3e éd., Oxford, 1973. - JOVET P., *le Valois. Phytosociologie et Phytogéographie,* Paris, 1949, réimpr. Koenigstein, 1975. - KUCHLER A.W., *Vegetation Mapping,* New York, 1967. - ID., *International Bibliography of Vegetation Maps,* 3 vol. (en cours : vol. 2 ; Europe), Lawrence, U.S.A., 1965-69. - LACOSTE A. et SALANON R., *Précis de biogéographie,* Paris, 1969. - MC ARTHUR P.R., *Geographical Ecology,* New York, 1974. - MELVILLE R., *Continental Drift and Plant Distribution,* in TARLING D.H. et RUNCORN S.K. éd., *Implications of Continental Drift to the Earth Sciences,* New York, 1973. - MEUSEL H., *Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora,* 2 vol. (en cours), Iéna, 1965. - MULLER J., *Palynological Evidence on Early Differentiation of Angiosperms,* in *Biol. Rev.,* 15, 417-450, 1970. - OBERDORFER E., *Pflanzen soziologische Exkursions Flora für Suddeutschland,* 3e éd., Stuttgart, 1973. - OZENDA P., *Biogéographie végétale,* Paris, 1964. - POLUNIN N., *Introduction to Plant Geography,* Londres, 1960 (trad. franç., Paris, 1967). - REY P., *Essai de phytocinétique biogéographique,* Paris, 1960. - RILEY D. et YOUNG A., *World Vegetation,* Cambridge, 1966. - SCHMITHÜSEN J., *Vegetation Geography,* Londres, 1975. - SCHNELL R., *Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux,* 2 vol., Paris, 1971. - SMITH A.C., *The Pacific as a Key to Flowering Plant History,* Honolulu, 1970. - TRALAU H., éd., *Index Holmensis. A World Index of Plant Distribution Maps,* 3 vol. (en cours), Stockholm, 1969-73. - TUXEN R., éd., *Bibliographia phytosociologica syntaxonomica,* Lehre, 1971-1975 (en cours). - ID., *Berichte intern. Symposien intern. Verein. Vegetationskunde,* 16 vol. (en cours), Lehre-La Haye, 1959-75. - VALENTINE D.H., éd., *Taxonomy, Phytogeography and Evolution,* Londres, 1972. - WALTER H., STRAKA H. et ELLENBERG H., *Einführung in die Phytologie,* III. *Pflanzenverbreitung ; IV. Vegetationsgliederung,* 4 vol., Stuttgart, 1960-70. - WULFF E.V., *An Introduction to Historical Plant Geography,* Waltham, U.S.A., 1943.



N. Cirani

▲ *« L'écologie est la science des relations des êtres vivants avec leur milieu » ; ici un exemple de végétation hydrophile, formant un marécage le long de la côte colombienne de la mer des Caraïbes.*

ÉCOLOGIE

Historique et définitions

Si l'on cherche à donner une date de naissance à l'écologie, on obtiendra des résultats différents selon qu'il s'agit du contenu du terme, de son utilisation, ou de l'existence de définitions pouvant lui convenir. Ainsi des références aux relations entre les plantes ou les animaux et leur milieu se retrouvent chez les auteurs anciens : Théophraste, Aristote, Pline, etc. Des naturalistes tels que Buffon et Geoffroy Saint-Hilaire manifestaient déjà un esprit écologique dans bon nombre de leurs écrits. En 1854, le second avait proposé le terme d'*éthologie,* c'est-à-dire science du comportement, depuis considérée comme une partie de l'écologie — en la définissant comme « l'étude des relations des organismes avec la *famille* et la *société* dans l'agrégat et la communauté ». Quant à Darwin, sans utiliser le concept d'écologie, il parlait d'une « économie de la nature », ce qui constitue certainement une définition valable de l'écologie.

Le mot aurait été employé la première fois en 1858 dans une lettre de l'écrivain naturaliste américain H. D. Thoreau à son cousin G. Thatcher, un élève de Darwin. C'est au naturaliste allemand Ernest Haeckel qu'on en attribue la première introduction dans le langage scientifique, en 1866. Dans un texte de 1870, il en donne la définition suivante : « Par écologie nous entendons le domaine de la connaissance concernant l'économie de la nature. C'est la recherche de l'ensemble des relations de l'animal, à la fois avec son environnement inorganique et organique ; ce qui comprend par-dessus tout ses relations amicales ou hostiles avec ceux des animaux ou des plantes avec lesquels il est en contact, directement ou indirectement. » En un mot, l'écologie est l'étude de toutes les relations complexes se rapportant, selon Darwin, aux conditions engendrant la lutte pour la vie. Cette science de l'écologie, souvent à tort considérée comme biologie dans un sens étroit, a longtemps formé le principal constituant de ce qui est communément considéré comme l'histoire naturelle. Comme cela est bien montré par les nombreuses histoires naturelles bien connues, à la fois récemment et dans les temps modernes, elle a été développée en très étroite relation avec la zoologie systématique.

On peut remarquer qu'Haeckel ne considérait que l'animal et la zoologie, mais les mêmes propos pourraient être tenus par un biologiste végétal : l'écologie concerne tous les êtres vivants. Il est probablement plus important de noter, à partir de ce texte, que la définition que donne cet auteur de l'écologie, que l'on retrouve le plus souvent, en tant que « science étudiant les rapports des êtres vivants avec leur milieu », est tronquée. En 1974, V. Labeyrie pense que cela a même pu influencer les progrès scientifiques dans ce domaine. Selon cet auteur, « Le sommeil de la démarche écologique pendant presque un siècle paraît lié à l'utilisation du concept de Haeckel dans son sens le plus étroit : l'écologie se résumait à l'étude des relations entre l'être vivant et son environnement ; il n'était plus question de l'économie de la nature, qui disparaissait en tant que système complexe. »

En effet, actuellement, deux définitions de l'écologie sont généralement admises : celle qui se réfère aux relations entre les êtres vivants et le milieu environnant, et celle, déjà évoquée, d'économie de la nature. L. Bourlière (1970) les reprend toutes deux : « L'écologie est la science des relations des êtres vivants avec leur milieu ; c'est-à-dire qu'elle vise à établir les lois qui règlent leurs

▶ ***Les activités industrielles et la pollution qui en résulte, sensibilisent actuellement beaucoup le public aux divers aspects de la « crise de l'environnement ».***



N. Cirani

rapports, à la fois avec leur environnement physico-chimique et avec les autres plantes et animaux avec lesquels ils vivent. Elle est, en quelque sorte, à la fois une économie et une sociologie de la nature. »

La tendance moderne, et sûrement la plus fructueuse, est celle qui se rattache, sous l'impulsion d'E. P. Odum — écologiste américain contemporain, dont l'ouvrage *Fundamentals of Ecology* constitue la « Bible » de l'écologiste — au renforcement de la tendance à étudier l'économie de la nature. Odum définit l'écologie comme « l'étude de la structure et du fonctionnement de la nature ». W. Kunhnelt (1969) parle de « métabolisme de la nature ». Dans cette optique, la meilleure définition pour l'écologie serait peut-être : « science concernant l'étude des *écosystèmes* ». Mais cette définition n'a de valeur que lorsque la notion d'écosystème est acquise. Le terme d'écosystème est dû initialement à Tansley (1935) : il s'applique à l'ensemble constitué, d'une part par la totalité des êtres vivants formant sur une surface donnée une communauté (ou *biocénose*), d'autre part par l'environnement abiotique supportant et conditionnant cette biocénose *(biotope)*. Les êtres vivants et les facteurs abiotiques sont donc considérés comme les composants interagissant en interdépendance formant un tout unifié, ou système.

Le concept d'écosystème était cependant sous-jacent dans de nombreux écrits antérieurs à ceux de Tansley. Ainsi, Mobius (1877) avait décrit un banc d'huîtres en tant que « biocénose »; Forbes (1887) avait utilisé le terme de *microcosme* à propos de la communauté vivante d'un lac; Markus (1926) avait employé l'expression de *complexe naturel*. Des termes équivalents à écosystème ont été forgés par Thieneman (1939), qui parlait de *biosystème*, et par le Russe Sukachev (1944), qui a préféré l'emploi, devenu courant dans la littérature scientifique slave et germanique, du terme *biogéocénose*.

Actuellement, la recherche en écologie est donc conduite essentiellement selon une conception très liée à la notion d'écosystème : l'accent est mis surtout sur les différences entre écosystèmes, selon les communautés biotiques qui y participent, et sur le fonctionnement énergétique des écosystèmes. Par ailleurs, l'application à l'écologie de la théorie générale des systèmes (Wiener 1948; Bertalanfy, 1950, 1968) et l'utilisation des techniques de modélisation mathématique donnent lieu à de nombreux développements (Van Dyne, 1966; Patten, 1966, 1970).

L'écologie ne s'est pas seulement développée d'un point de vue strictement scientifique. Elle est aujourd'hui entrée dans la vie courante, comme en témoigne l'usage maintenant courant du mot, ainsi que de l'adjectif « écologique » associé à des vocables bien divers : conscience écologique, crise écologique, guerre écologique, révolution écologique, presse écologique... En effet, l'écologie, qui étudie le fonctionnement des systèmes naturels, ne laisse en dehors de son domaine d'investigation ni l'homme, être vivant au même titre que les autres (il se développe même une branche de l'écologie nommée écologie humaine), ni surtout le résultat des actions humaines sur les écosystèmes et donc sur la biosphère, ou *écosphère*, qui est en réalité la somme de tous les écosystèmes. De nombreux travaux décrivent les effets des pollutions sur les êtres vivants et les écosystèmes, cherchent à définir les critères écologiques d'une exploitation rationnelle des ressources naturelles ou de leur accroissement, rassemblent les données nécessaires à la gestion de certaines communautés naturelles. Ils sont souvent conduits sous l'égide des grands organismes internationaux (UICN; UNESCO) et insérés dans le cadre de programmes à l'échelle mondiale : Programme

biologique international (PBI) et Man and Biosphere (MAB). Néanmoins, ce qui frappe le plus le public, ce sont les cris d'alarme, les prises de position de scientifiques, qui, à partir des données de l'écologie, cherchent le plus souvent à sensibiliser le public aux divers aspects de la « crise de l'environnement ». Les ouvrages de R. Carson (*le Printemps silencieux,* 1969), B. Commoner (*Quelle terre laisserons-nous à nos enfants?* 1969), P. et A. Erhlich (*Population, ressources, environnement,* 1972) ont été parmi les premières et les plus marquantes de ces tentatives; d'autres publications, telles que le rapport du Club de Rome (1972), ont aussi eu un grand retentissement. Certains voient dans l'écologie un véritable guide de conscience, une philosophie même : on a même proposé récemment de créer le terme d'*éco-philosophie*. Dans la mesure où les écologistes limitent leur ambition à une connaissance de plus en plus précise du fonctionnement des écosystèmes, l'écologie ne se distingue pas fondamentalement d'autres disciplines scientifiques. Mais il ne faut pas oublier que les découvertes scientifiques ont des répercussions sur l'histoire humaine : les effets peuvent être heureux ou malfaisants selon les cas. A cet égard, il est certain que la mise en œuvre des connaissances qu'apporte l'écologie ainsi que la compréhension des concepts qu'elle développe conduisent à des réflexions, des remises en cause des pratiques, des attitudes, voire à certaines formes de pensée ou de philosophie susceptibles d'intervenir à tous les niveaux de la vie.

Subdivisions de l'écologie

La conception unitaire globale à laquelle conduit la définition de l'écologie, en tant que science concernant l'étude des écosystèmes, conduit à la subdiviser selon les types d'écosystèmes étudiés ou selon les principales méthodes d'études de l'écosystème. Cependant, suivant les conceptions antérieures, on rencontre divers termes correspondant à des orientations différentes en écologie.

— *L'écologie mésologique,* ou *écologie « factorielle »,* porte d'une part sur l'étude du milieu et des facteurs le constituant *(mésologie),* d'autre part sur l'étude de l'action de ces facteurs sur les êtres vivants *(éthologie).* Ce dernier terme désignait initialement l'étude du comportement des animaux sous l'action des facteurs du milieu. Il avait déjà été proposé en 1858 par Geoffroy Saint-Hilaire avant même l'usage scientifique du mot écologie. Rien ne s'oppose à ce que, malgré l'usage, il s'applique aussi aux végétaux. Dans le cadre de l'écologie mésologique, deux modalités d'étude sont possibles selon les termes créés par Kirchner (1902) : l'*auto-écologie* et la *synécologie*. Dans le premier cas, les êtres vivants objets d'études sont des populations d'une même espèce; dans l'autre cas, ce sont les communautés, ou biocénoses, complexes d'êtres vivants, soumis ensemble à des conditions écologiques semblables.

● En réalité, l'*auto-écologie* ne constitue qu'une étape provisoire de la recherche : les travaux effectués dans son optique sont destinés à analyser et à expliquer des « comportements » qui sont naturellement situés dans le cadre général de l'écosystème.

● De même, en *synécologie* les problèmes de définition, de délimitation, de structure, de répartition et de dynamique liés à l'étude des communautés, ou biocénoses, ont parfois conduit à créer des termes spécifiques, tels que *biocénologie, biocénotique, phytosociologie* (ce dernier ne considérant que les communautés végétales), qui représentent en quelque sorte une « synécologie descriptive ». Cependant, si l'on envisage que le but à atteindre est l'étude des communautés dans leur fonctionnement, on peut alors aussi parler d'une « synécologie fonctionnelle », qui correspond à l'étude des écosystèmes, donc à la définition de l'écologie selon les tendances modernes.

— On parle aussi parfois de *démo-écologie,* pour désigner l'étude de la *dynamique des populations naturelles :* en effet, pour chacune des espèces d'une communauté, les effectifs des populations et leurs variations, qui commandent fondamentalement le fonctionnement de la communauté, sont en grande partie sous la dépendance de facteurs écologiques. En outre, l'évolution intraspécifique et spécifique se fait sous l'influence du milieu naturel. Il est donc parfaitement justifié d'envisager ces phénomènes sous un angle écologique.

LES FACTEURS ÉCOLOGIQUES

L'environnement et la notion de facteur écologique

Le mot *environnement* qui provient du mot anglais « environment », est passé dans le langage populaire. Dans le langage scientifique utilisé en écologie, il désigne l'ensemble des conditions (physiques, chimiques, ou même liées à la présence d'autres êtres vivants) auxquelles est soumis tout organisme. On en donne souvent comme équivalent le vocable *milieu,* et on parle ainsi indifféremment des conditions du milieu ou de l'environnement. Toutefois, certains auteurs préfèrent conserver le terme de milieu pour indiquer la nature de l'élément matériel majeur contenant les organismes : on parle ainsi des milieux aquatique, terrestre, marin, etc.

Une zone pouvant, à une certaine échelle, être considérée comme offrant un environnement homogène est appelée *habitat,* ou encore *biotope*. La plupart des conditions ou caractères de l'environnement dans l'habitat agissent directement sur les êtres vivants : ce sont alors des *facteurs écologiques*. Ne doivent pas être considérés comme des facteurs écologiques des caractères de l'environnement, l'altitude par exemple, qui n'ont d'action que par l'intermédiaire de facteurs écologiques climatiques, comme la température, la lumière, etc. Molinier et Vignes (1971) insistent sur la confusion entre les termes *agent* et *facteur*. Ils écrivent : « Il paraît logique de faire un usage normalisé des deux vocables. Un agent est une entité matérielle et énergétique organisée et bien individualisée... Du fait de sa matière complexe, il cumule dans le milieu plusieurs possibilités distinctes d'intervention physique ou chimique. » Cette conception tend à considérer les êtres vivants comme des agents écologiques susceptibles d'intervenir au niveau de nombreux facteurs. De fait, les habitudes de langage font que la plupart parlent aussi de facteurs biotiques pour désigner les êtres vivants et leur action sur les autres organismes.

Classification des facteurs

La difficulté d'analyser l'environnement et de séparer les facteurs est liée fondamentalement à l'existence de multiples interactions entre ceux-ci. Les tentatives de classification des « facteurs écologiques » le montrent bien. Ainsi, Molinier et Vignes (1971) sont orientés par la séparation entre facteur et agent, et proposent un tableau de classification pour l'ensemble des composants du milieu naturel.

CLASSIFICATION DES FACTEURS ET AGENTS ECOLOGIQUES SELON MOLINIER ET VIGNES

Facteurs écologiques

● Facteurs physiques
- énergie mécanique
- énergie photique (spectre visible et invisible pour nous)
- énergie thermique (rayonnement infrarouge)
- énergie électrique
- énergie chimique
- énergie atomique

● Facteurs chimiques
- eau
- pH (potentiel hydrogène)
- gaz du métabolisme (CO_2, O_2, N, etc)
- sels minéraux solubles et ionisables
- minéraux pratiquement insolubles et faiblement ionisables
- oligo-éléments
- matières organiques

Agents écologiques

● Agents abiotiques
- agents cosmiques (soleil, lune, terre)
- agents atmosphériques
- agents hydrosphériques
- agents édaphiques (du sol)

● Agents biotiques

Richard Colin

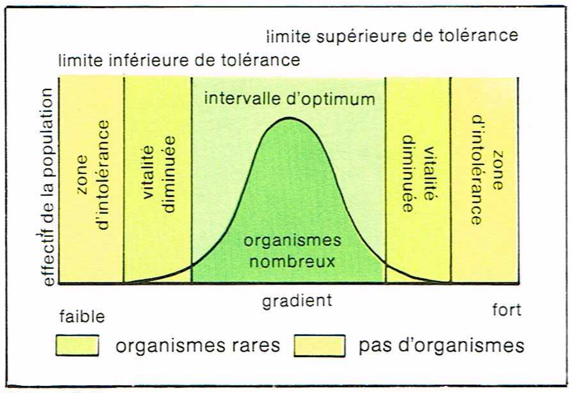
◀ ***Tableau de classification pour l'ensemble des composants du milieu naturel, proposé par Molinier et Vignes.***

Un autre système de classification, assez original, a été proposé par le biologiste soviétique Monchadsky (1958-1962); tenant surtout compte des réactions des êtres vivants et de leur degré d'adaptation aux différents facteurs, il établit trois catégories de facteurs :

— *Les facteurs périodiques primaires :* ce sont les facteurs du milieu présentant des variations régulières périodiques liées à la journée, à la saison, etc. Ce sont la température et la lumière.

— *Les facteurs périodiques secondaires,* dont les variations sont la conséquence de celles des facteurs périodiques primaires; ainsi, la teneur de l'eau en différents éléments chimiques, qui dépend de la température, les sources alimentaires végétales, dont le rythme de production est réglé par l'énergie lumineuse disponible au cours de l'année, sont des facteurs périodiques secondaires.

— *Les facteurs non périodiques,* qui apparaissent de façon soudaine soit parce qu'ils ne font pas partie des facteurs habituels dans l'habitat (cas des interventions humaines sur divers milieux), soit parce que leur intervention n'a aucun caractère périodique prévisible. D'après Monchadsky, les interactions entre espèces différentes, donc une partie des facteurs biotiques, sont à ranger dans cette catégorie.



▶ *Représentation graphique de la loi générale de* tolérance biologique.

Richard Colin

En utilisant un point de vue essentiellement didactique, des simplifications sont possibles. Ainsi, G. Lemée (1967) a proposé une « classification basée sur la nature et les modalités d'action physiologique des facteurs indépendamment de leur localisation » dans les divers types de milieux. Il adopte la liste suivante :

— facteurs énergétiques (rayonnements) ;
— facteurs hydriques (dans l'atmosphère et dans le sol) ;
— facteurs chimiques (gaz, substances minérales et organiques) ;
— facteurs mécaniques (vent, érosion, neige, feu) ;
— facteurs biotiques.

En ce qui concerne les relations entre les facteurs écologiques et les organismes, il existe quelques principes essentiels s'appliquant de façon générale. Dans le cas assez simple des variations d'un seul facteur, les observations et les résultats expérimentaux montrent qu'en fonction de l'intensité de ce facteur, un processus biologique donné n'a lieu qu'entre deux limites, appelées *limites de tolérance,* et qu'il présente à l'intérieur de ces limites un *optimum* ou, tout au moins, une *zone optimale.* Pour un même facteur le comportement des différentes espèces n'est pas identique, et la courbe d'action caractérisée par les valeurs des trois points repères de l'intensité du facteur (les deux limites et l'optimum) peut servir à définir ce comportement. Ainsi, l'amplitude de variations supportée est variable selon les espèces : on qualifiera ces dernières par un adjectif rappelant le facteur étudié (par exemple *therme* pour la température) précédé des préfixes *eury-* pour marquer une large tolérance, et *sténo-* pour indiquer une amplitude faible.

En réalité, ces valeurs caractéristiques de l'intensité d'un facteur déterminant pour le comportement d'un organisme donné sont souvent variables avec les stades et les conditions de vie : par exemple, une plante peut réagir favorablement après l'exposition à un froid plus violent qu'elle ne pourrait normalement supporter, à condition d'avoir subi un endurcissement par l'application de plusieurs périodes de froid progressif.

En outre, les facteurs écologiques agissent les uns sur les autres : par exemple, pour la même espèce la résistance au froid est diminuée par une forte teneur en azote du sol. Une loi, formulée dès 1840 par l'Allemand Liebig à propos des éléments minéraux nécessaires à la croissance d'une plante et appelée *loi du minimum,* peut s'appliquer aux facteurs écologiques; on nomme alors cette loi la *loi des facteurs limitants.* Blackman (1905) la définit ainsi : « la manifestation d'un processus biologique conditionné dans sa rapidité par plusieurs facteurs est limitée par celui de ces facteurs qui est le plus faiblement représenté dans le milieu, par rapport à sa concentration optimale ».

La connaissance des facteurs limitants est donc fondamentale lorsqu'on cherche à déterminer les exigences écologiques des organismes et à analyser l'action des facteurs sur eux. Dans la recherche des facteurs limitants, on pourra être guidé par quelques idées ou méthodes assez simples. Ainsi, quand une espèce a pour un facteur donné une très large amplitude et que, dans le milieu où elle vit, ce facteur est d'intensité relativement constante, ce dernier n'est sûrement pas limitant. Inversement, lorsqu'on observe des limites étroites de tolérance pour l'espèce et de grandes variations pour le facteur, celui-ci est très certainement limitant. On peut aussi étudier les conditions écologiques en bordure de l'aire de répartition d'une espèce : on s'aperçoit souvent que la limite géographique de l'espèce coïncide avec une valeur donnée d'un facteur, par exemple la température, qui est alors limitant. Dans les conditions naturelles, les organismes n'ont pas nécessairement les réactions que l'on pourrait attendre d'après les données d'études expérimentales, notamment celles qui concernent des facteurs abiotiques du milieu; il faut, en effet, tenir aussi le plus grand compte des facteurs biotiques qui traduisent l'ensemble des interrelations entre êtres vivants au sein des communautés.

Facteurs abiotiques

Facteurs énergétiques et climatiques

La lumière

L'énergie lumineuse et ses variations — les microclimats lumineux

L'énergie lumineuse correspondant à la lumière représente la partie de l'énergie solaire apportée par les rayonnements de longueur d'onde de 400 à 750 nanomètres (nm) ou millimicrons ($m\mu$). C'est la partie visible du spectre : la décomposition de la lumière par le passage à travers un prisme dissocie les différentes couleurs du spectre correspondant à différentes longueurs d'onde. L'énergie n'est pas également répartie dans tout le spectre visible : elle est maximale dans le vert, aux environs de 500 nm.

En ce qui concerne la lumière en tant que facteur écologique, il faut considérer que son action et son apport énergétique présentent une grande variabilité, à la fois dans l'espace et dans le temps, ainsi que dans la qualité du spectre. En effet, selon la position géographique d'un lieu (essentiellement sa latitude), la durée des jours, l'intensité de l'éclairement journalier et saisonnier sont différents. Cela est dû à l'inclinaison de l'axe des pôles par rapport au plan de l'orbite de la terre autour du soleil. Ainsi, sous notre latitude, on note une durée inégale des jours et des nuits : à partir du 21 décembre (jour le plus court) la durée du jour s'accroît jusqu'au 21 juin, puis décroît ensuite lentement. En s'approchant des pôles, apparaissent des périodes de jour continu en été et de nuit continue en hiver; à 85° de latitude N., on compte 163 jours d'éclairement continu et 150 jours de nuit polaire.

A latitude égale, l'apport énergétique de la lumière est diminué par la nébulosité et accru en altitude, car l'absorption liée à l'épaisseur de l'atmosphère est moindre. En fait, pour considérer l'action de la lumière au niveau des êtres vivants, il faut tenir compte des microclimats lumineux, c'est-à-dire des modifications liées aux facteurs locaux : topographie, qualité d'absorption et de réflexion des surfaces, influence de la couverture végétale. Ainsi, le relief modifie l'inclinaison des rayons solaires sur le sol :

un flanc sud est plus ensoleillé qu'un flanc nord, un fond de vallée encaissée reçoit moins de soleil. Un sol couvert de cailloux blancs ou de neige réfléchit fortement la lumière : on dit que la *réflectivité (albedo)* est élevée; elle est, au contraire, plus basse pour des sols cultivés ou couverts de végétation naturelle.

La végétation influence fortement la répartition de l'éclairement. Dans nos forêts à feuilles caduques, on observe tout au cours de l'année une grande variation selon la position dans les strates élevées ou basses et selon que le feuillage est présent ou non; dans certaines hêtraies, 1 % seulement de l'éclairement total atteint le sol en été, alors que 50 % à 70 % y parvient après la chute des feuilles (la réduction est alors due aux branchages). Selon la nature du feuillage (persistant ou feuillu, composé de feuilles larges ou petites, très étalées ou pendantes, etc.), l'effet de l'ombrage est plus ou moins grand. Les irrégularités horizontales sont plus importantes par temps ensoleillé, où les taches d'ombre et de soleil sont bien marquées, que par temps couvert.

Le passage de la lumière à travers une couche de végétation transforme sa composition spectrale : on a même parlé d' « ombre verte » pour indiquer que les radiations vertes sont mieux représentées que les longueurs d'onde correspondant au bleu-violet et au rouge des extrémités du spectre.

Action de la lumière sur les végétaux et les animaux

Le rôle fondamental de la lumière est d'assurer l'apport énergétique permettant aux végétaux verts de synthétiser, à partir du gaz carbonique de l'air par le processus de photosynthèse, leur matière organique, qui sert ensuite de nourriture aux êtres vivants.

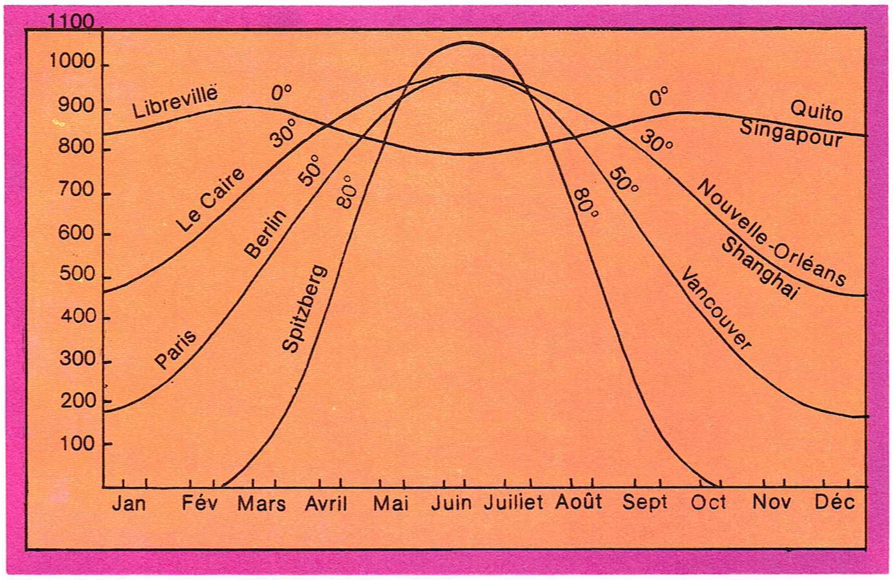
La lumière agit, en outre, pratiquement à toutes les phases du développement des êtres vivants. La croissance des plantes dépend de l'énergie lumineuse reçue, et tous les végétaux n'ont pas le même comportement : certaines espèces croissent mieux en lumière très vive, ce sont des *héliophytes,* comme la plupart des plantes cultivées. D'autres, les *sciaphytes,* ne peuvent vivre et se développer convenablement qu'à l'ombre : ce sont, par exemple, les Mousses et les plantes de nos sous-bois. Beaucoup de plantes ont d'ailleurs des exigences intermédiaires, moins tranchées. Quelques-unes, participant au peuplement des strates basses des forêts ombragées, satisfont leurs besoins de lumière pendant une phase très rapide au printemps avant la feuillaison des arbres, et leur propre feuillage disparaît dès que cette dernière a lieu : c'est le cas des plantes dites vernales, comme la jacinthe des bois et l'anémone sylvie. La distinction entre les essences d'ombre et les essences de soleil est essentielle pour les arbres forestiers : ainsi, le chêne ne peut reproduire de jeunes plantes que dans des zones bien éclairées; au contraire, le hêtre et le sapin germent et poussent facilement sous couvert (0,25 % de l'éclairement total suffit à des jeunes plantules de hêtre de un an pour croître).

Les longueurs respectives du jour et de la nuit commandent la floraison. Ainsi, on distingue des plantes de jour long, qui ne fleurissent qu'après avoir connu des journées à durée de jour supérieur à 12 heures, parfois 14 ou même 16 heures : c'est le cas du mouron rouge et de la betterave. D'autres, au contraire, nécessitent un passage par une série de nuits longues (on dit improprement qu'elles sont de jours courts), comme certains tabacs (variétés Maryland et Mammoth) et surtout les chrysanthèmes, dont la floraison assez tardive en automne est bien connue.

La chute des feuilles est aussi en partie liée à la lumière : la présence de lumières artificielles la retarde parfois.

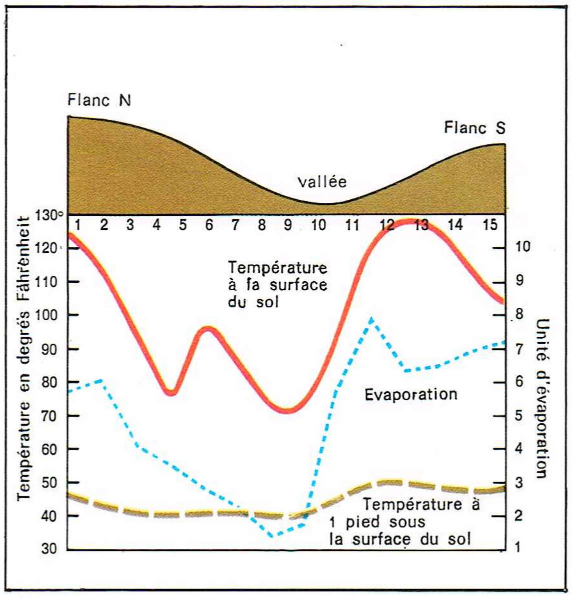
La lumière agit également sur la forme des organes et sur la formation des pigments. Si l'éclairement est insuffisant, les tiges s'allongent et les feuilles jaunissent car les pigments chlorophylliens ne se forment plus : on dit que la plante s'étiole. Pour un même arbre, les feuilles développées dans la couronne, en pleine lumière, sont plus petites, plus épaisses et plus coriaces que celles qui, dans les strates plus basses, ont été ombragées. Une espèce comme la germandrée scorodoïne *(Teucrium scorodonia)* tolère l'ombre mais son aspect est alors différent : les plantes sont plus grandes et à feuilles plus larges à l'ombre qu'au soleil.

Chez les animaux, la lumière agit diversement sur les principaux comportements. En ce qui concerne l'activité,



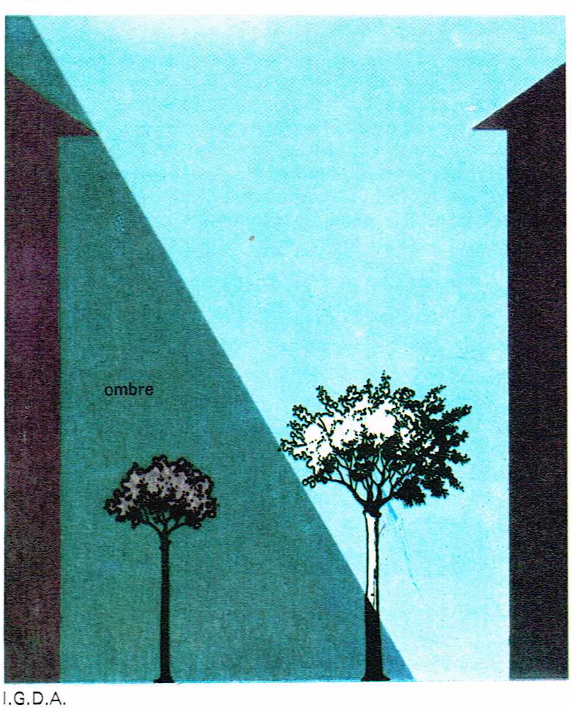
Richard Colin

▲ *Représentation graphique de l'ensoleillement total reçu, sur une surface horizontale, à différentes latitudes et à différentes périodes de l'année; le calcul est effectué à partir d'une valeur moyenne de référence pour l'intensité de l'énergie lumineuse de 1,94 g cal/cm²/an.*



I.G.D.A.

◄ *Représentation graphique des variations des microclimats à travers une vallée des montagnes Rocheuses (Colorado).*



I.G.D.A.

◄ *La lumière agit pratiquement à toutes les phases du développement des êtres vivants et notamment des végétaux, en particulier pour la croissance et la forme; ainsi pour une même espèce d'arbres bordant une rue, le développement du feuillage sera différent selon que l'arbre est ensoleillé ou abrité.*



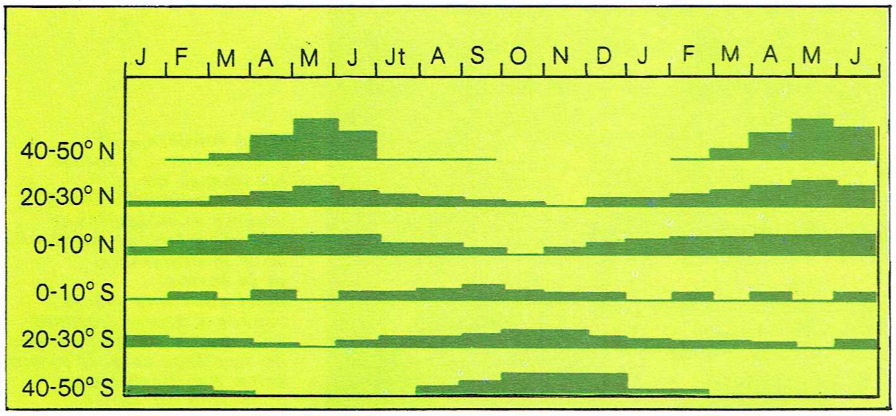
C. Souchon

▲ ***La chute des feuilles est liée à la durée du jour; la présence de lumière artificielle la retarde parfois, comme en témoigne cette illustration.***

les animaux diurnes recherchent à ce moment-là leur nourriture, se déplacent (passereaux); au contraire, d'autres ont des mœurs nocturnes (papillons de nuit, rapaces nocturnes). Assez nombreux aussi sont ceux qui ont un maximum d'activité au lever ou au coucher du soleil, comme le mulot *(Microtus agrestis)*.

La longueur du jour, ou *photopériode*, règle le cycle de vie de beaucoup d'espèces : ainsi, les périodes de repos *(diapauses)* observées chez les Insectes sont fréquemment induites par une photopériode courte. Les périodes de reproduction sont déterminées par la longueur du jour. C'est le cas pour les Poissons comme l'omble chevalier, qui fraie quand les jours sont courts; on a pu, en élevage expérimental, en modifiant la longueur du jour, obtenir des pontes plus précoces. C'est aussi le cas pour beaucoup de Mammifères ou d'Oiseaux : ainsi, le moineau pond toute l'année sous les latitudes faibles (à jour de durée presque égale à la nuit), tandis que sous nos latitudes sa ponte est limitée au printemps. Benoît a pu montrer, en encapuchonnant des canards, que la lumière était effectivement en jeu et agissait sur les mécanismes hormonaux. Les changements de livrée, comme ceux des animaux qui ont une forme blanche en hiver (hermine, lièvre variable, lagopède), seraient sous la dépendance de la photopériode. Il en serait de même pour l'apparition d'individus sexués chez les pucerons. Les départs migratoires des Oiseaux se déclenchent aussi au moment où les jours raccourcissent ou s'allongent, sans que la température intervienne.

▼ ***Représentation graphique de la fréquence relative de la ponte du moineau commun au cours de l'année sous différentes latitudes (d'après J. A. Baker).***



Richard Colin

Lors des déplacements, si un animal recherche un accroissement de l'éclairement, il est dit *luciphile* (sauterelles); si au contraire il fuit la lumière, il est *lucifuge*. Dans le premier cas, il y a phototactisme positif; dans le second, le phototactisme est négatif. Certains animaux se déplacent avec un angle constant par rapport à la source lumineuse (par exemple, les papillons de nuit). Cet angle peut aussi guider des déplacements habituels comme ceux des abeilles, ainsi que l'a montré le biologiste allemand K. von Frisch. On pense que des phénomènes semblables pourraient intervenir lors des migrations.

La lumière agit aussi sur la pigmentation. Les animaux cavernicoles sont toujours presque totalement dépigmentés; la formation de certains pigments *(mélanine)* a lieu sous l'action du soleil mais surtout sous celle des UV : des variations de colorations chez les organismes qui possèdent des cellules pigmentées capables de s'étendre ou de se rétracter *(chromatophores)* sont sous la dépendance de stimuli lumineux. Les radiations de courte longueur d'onde comme les UV sont plutôt défavorables à la vie : on pense qu'elles détruisent certaines molécules azotées. Elles ont une action bactéricide certaine. On leur attribue, en outre, un rôle morphogénétique responsable du nanisme des plantes d'altitude.

En milieu aquatique, la lumière pénétrant dans l'eau peut être tout d'abord considérablement atténuée, surtout si l'angle d'incidence est marqué, ce qui accroît la réflexion latérale, et aussi s'il y a des vagues; au fur et à mesure de la pénétration en profondeur il y a absorption et dispersion, si bien qu'à une certaine distance de la surface l'éclairement est presque nul. Cette profondeur, qui marque la limite de la vie de tous les végétaux photosynthétiques et des animaux qui y sont liés, varie selon la transparence de l'eau, laquelle est déterminée surtout par la teneur en particules en suspension. La qualité du spectre change aussi : le rouge et l'orange sont absorbés les premiers, près de la surface, avant le jaune et les UV, et c'est le bleu qui subsiste le plus profondément. Cette zonation verticale de l'intensité d'éclairement et la qualité de la lumière commandent en partie la répartition des êtres vivants dans le milieu aquatique.



▲ *Action de la* **température** *sur les êtres vivants : entre des températures létales maximales et minimales, il existe un optimum qui correspond notamment aux meilleures conditions de reproduction. Ici, une vipère sud-africaine et sa progéniture.*

B. Coleman

La température

Influence de la température sur les processus biologiques

La température d'un corps correspond à un certain degré d'agitation des molécules qui le constituent. Cette agitation dépend évidemment de la quantité d'énergie calorifique apportée, mais aussi du volume du corps ou de l'objet considéré et de sa chaleur spécifique. Il faut noter que la température est seulement repérable, tandis que la quantité d'énergie calorifique est mesurable.

Les processus biologiques étant liés à des activités chimiques, la température a une action déterminante sur les processus vitaux et sur la vitesse avec laquelle ils s'effectuent. En effet, la *vitesse des réactions chimiques* est soumise à la loi de Van'T Hoff, qui donne le rapport : $\frac{\text{vitesse de réaction à } t^{o}}{\text{vitesse de réaction à } t^{o} + 10} = Q_{10}$. Ce rapport est assez souvent égal à 2.

L'influence de la température s'exerce également sur les réactions enzymatiques ainsi que sur tous les phénomènes physiques de diffusion, de solubilité, de viscosité, qui régissent notamment en partie la circulation des fluides dans les organismes, et les échanges entre ces derniers et leur milieu.

Les températures extrêmes ont sur les êtres vivants une action de limitation importante : au-dessus de 50 °C les protéines sont généralement détruites et les réactions enzymatiques stoppées ; au-dessous de 0 °C, étant donné la forte proportion d'eau dans les organismes, l'action du gel devient ainsi primordiale. On observe donc pour les êtres vivants une influence constante de la température au cours de la vie de l'individu sur la croissance, l'activité, la respiration, la reproduction... Par ailleurs, pour les conditions liées aux températures extrêmes, certains organismes possèdent des mécanismes de résistance. Au niveau de l'expression climatique, la température apparaît aussi comme un facteur agissant sur la répartition des espèces.

Action de la température sur les êtres vivants

Pour chaque espèce, on peut appliquer à la température les principes généraux valables pour l'étude de tout facteur. L'étude des capacités de survie montre qu'il existe des températures létales maximales et minimales, au-delà desquelles les organismes meurent. Dans l'intervalle entre les deux températures existe un optimum, qui correspond aux meilleures conditions d'activité, de reproduction, etc. L'écart entre les deux températures létales extrêmes détermine la tolérance des espèces à supporter soit de grands écarts (espèces dites *eurythermes*), soit de faibles écarts (espèces dites *sténothermes*). Souvent, l'activité ne reste élevée que dans un intervalle plus faible que celui permettant la survie : on a montré que diverses espèces de scolytes (Coléoptères

▶ *Parmi les Mammifères, beaucoup de Rongeurs et d'insectivores (ici des chauves-souris de l'espèce* **Rhinolophus ferrum-equinum)** *présentent des phénomènes d'hibernation.*



G. Venturini

xylophages) pouvaient vivre entre — 15 °C et 50 °C, mais qu'elles étaient actives seulement entre 5 °C et 40 °C. Pour une même espèce, l'optimum peut être différent selon l'origine géographique : ainsi, pour la méduse *Aurelia aurita,* Mayer (1955) a montré que des individus pêchés dans des eaux à température moyenne de 14 °C présentaient un maximum de pulsations natatoires entre 3 °C et 18 °C, alors que des individus recueillis dans une mer à température voisine de 29 °C atteignent ce maximum d'activité pour 28 °C à 30 °C. Les animaux à sang chaud *(homéothermes),* Oiseaux et Mammifères, peuvent garder une activité comparable pour une gamme de températures étendues; au contraire, les *poïkilothermes* sont très dépendants de la température pour leur activité.

Pour des températures extrêmes très froides ou très élevées, on note divers phénomènes de résistance. Dans le cas de l'action des températures élevées, le déclenchement des processus est, en outre, étroitement lié à la sécheresse.

— Une des façons d'échapper au froid est illustrée par les **migrations saisonnières** des Oiseaux, bien que leur départ semble donné par les fluctuations de la photopériode. De telles migrations existent aussi pour certains papillons, comme les phalènes, mais la réussite en est beaucoup plus aléatoire, à cause de leur mauvaise résistance aux vents.

— De même, une entrée en **vie ralentie** permet d'éviter la période froide. On connaît bien les phénomènes d'hibernation des Mammifères comme l'ours ou la marmotte, mais un état de vie ralentie existe aussi chez beaucoup de Rongeurs, d'insectivores (hérisson, chauve-souris) et chez les animaux à sang froid (Reptiles, Amphibiens, Poissons). Chez les Invertébrés, on observe des formes de résistance : kystes, gemmules, etc., ou bien des arrêts d'activité à divers stades du développement, comme chez de nombreux Insectes, dont on dit alors qu'ils sont en *diapause*.

— Une certaine adaptation permettant la résistance est également possible : ainsi, l'**abaissement du point de congélation du sang** de certains Poissons, par suite d'une augmentation du taux des sels, leur permet de résister dans les mers froides : le point de congélation du sang, voisin de — 0,5 °C en été, peut descendre en dessous de — 1,5 °C en hiver.

— L'**épaississement des pelages** est banal, mais significatif.

En comparant des espèces voisines vivant dans des climats différents, on montre que certains caractères morphologiques permanents sont adaptatifs et permettent une meilleure résistance aux froids. On présente parfois ces faits sous formes de « règles ».

— *La « règle de la fourrure »* établit que la fourrure est plus épaisse chez les animaux de pays froid; par exemple, le tigre de Mandchourie a une fourrure plus abondante que le tigre du Bengale.

— *La règle de Bergmann* indique que parmi des espèces voisines ou des variétés à l'intérieur d'une même espèce, les formes les plus grandes se rencontrent dans les régions froides. Si l'on considère, d'une part, que la déperdition de chaleur est proportionnelle à la surface, d'autre part, que la surface croît avec le carré de la taille et le volume avec le cube de la taille, il est facile de remarquer qu'en diminuant le rapport de la surface au volume du corps, une augmentation de la taille favorise une moindre perte de chaleur. Cette règle se vérifie pour les manchots, le macareux moine, le loup, le lièvre arctique, etc.

— *La règle d'Allen* met l'accent sur la diminution de la longueur des appendices en zone froide. Elle peut être illustrée par la comparaison entre les longueurs des oreilles du renard arctique, du renard de nos régions et du fennec saharien. Elle s'applique aussi aux races humaines : le nez des Lappons et des Eskimos, de race jaune, est plus aplati que celui des Européens.

En ce qui concerne les végétaux, pour les végétaux supérieurs, il suffit de rappeler la classification des types biologiques de Raunkiaer pour illustrer la façon dont les plantes passent l'hiver sous nos climats. Cet auteur distingue :

— les **phanérophytes** (arbres, arbustes), dont les bourgeons restent à l'air, mais comportent des écailles externes protectrices dans le cas des arbres à feuillage caduc;

— les **chaméphytes** (plantes basses), dont les bourgeons sont susceptibles d'être protégés par la couche de neige;

— les **hémicryptophytes** (souvent des plantes en rosette), dont les bourgeons sont juste à la surface du sol;

— les **cryptophytes** ou **géophytes,** qui persistent l'hiver, uniquement sous forme de rhizomes, de bulbes, de tubercules enterrés et contenant des réserves;

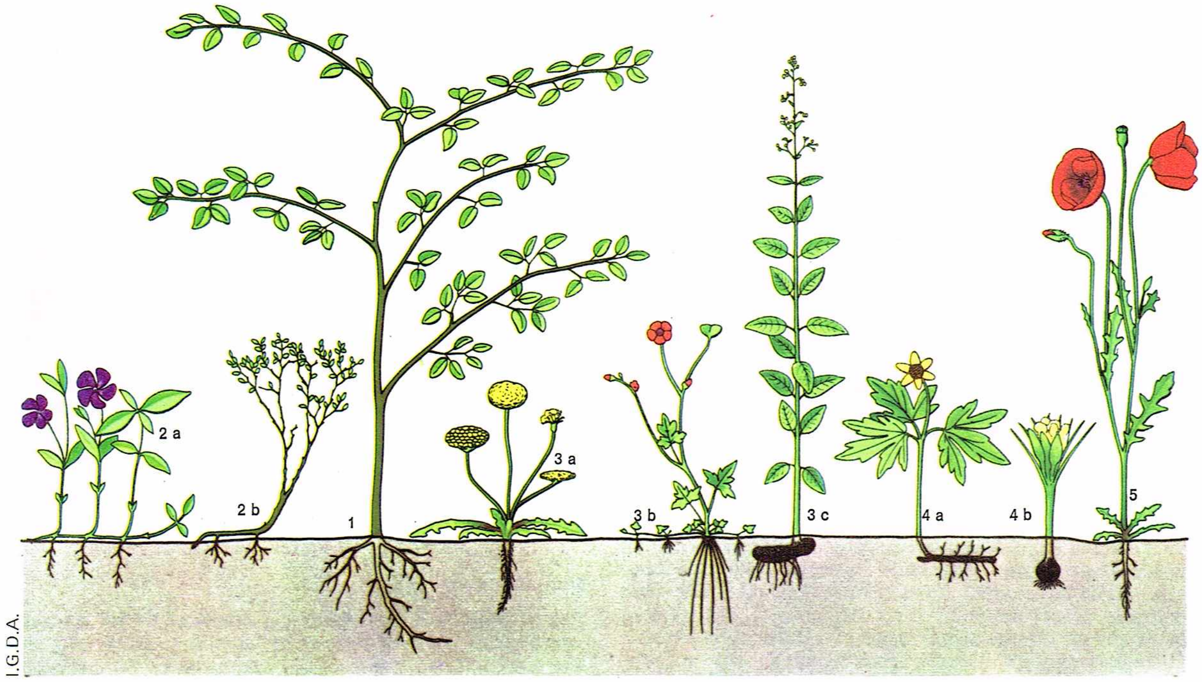
— les **thérophytes,** qui existent l'hiver seulement à l'état de graines en vie ralentie *(anhydrobiose)*.

Souvent, le froid est nécessaire à la levée des dormances hivernales : c'est le cas pour beaucoup de semences d'arbres forestiers de nos régions, ou pour celles de plantes de montagne, comme les gentianes. De même, les bourgeons de certaines espèces ne peuvent débourrer que s'ils ont subi une période de froid : ainsi, les pêchers doivent avoir subi, selon les variétés, de 20 à 400 h de

▼ *Une entrée en* **vie ralentie** *permet d'éviter la période froide; ici un loir en léthargie hivernale.*



B. Coleman - J. Burton



◀ *Représentation schématique, pour les végétaux, de divers types biologiques d'après Raunkiaer : 1, phanérophyte; 2a, 2b, exemples de chaméphytes; 3a, 3b, 3c, exemples d'hémicryptophytes dont les bourgeons persistent juste à la surface du sol; 4a, géophyte à rhizome; 4b, géophyte à bulbe; 5, thérophyte (plante annuelle).*

▼ *Représentation graphique des successions de températures à appliquer pendant des durées précises pour favoriser une meilleure floraison : A, des tulipes; B, des jacinthes (d'après Blaauw et coll.).*

températures en dessous de 7 °C; cela explique la limite de cette espèce vers le sud et l'impossibilité de la cultiver dans les zones subtropicale et tropicale.

Un passage au froid est nécessaire à certaines plantes pour leur permettre de passer ensuite de l'état végétatif à l'état fertile : cette exposition au froid s'appelle la *vernalisation*.

Beaucoup de plantes cultivées, comme les blés d'hiver, la betterave, l'épinard, la carotte, le fraisier et l'oignon, nécessitent une vernalisation.

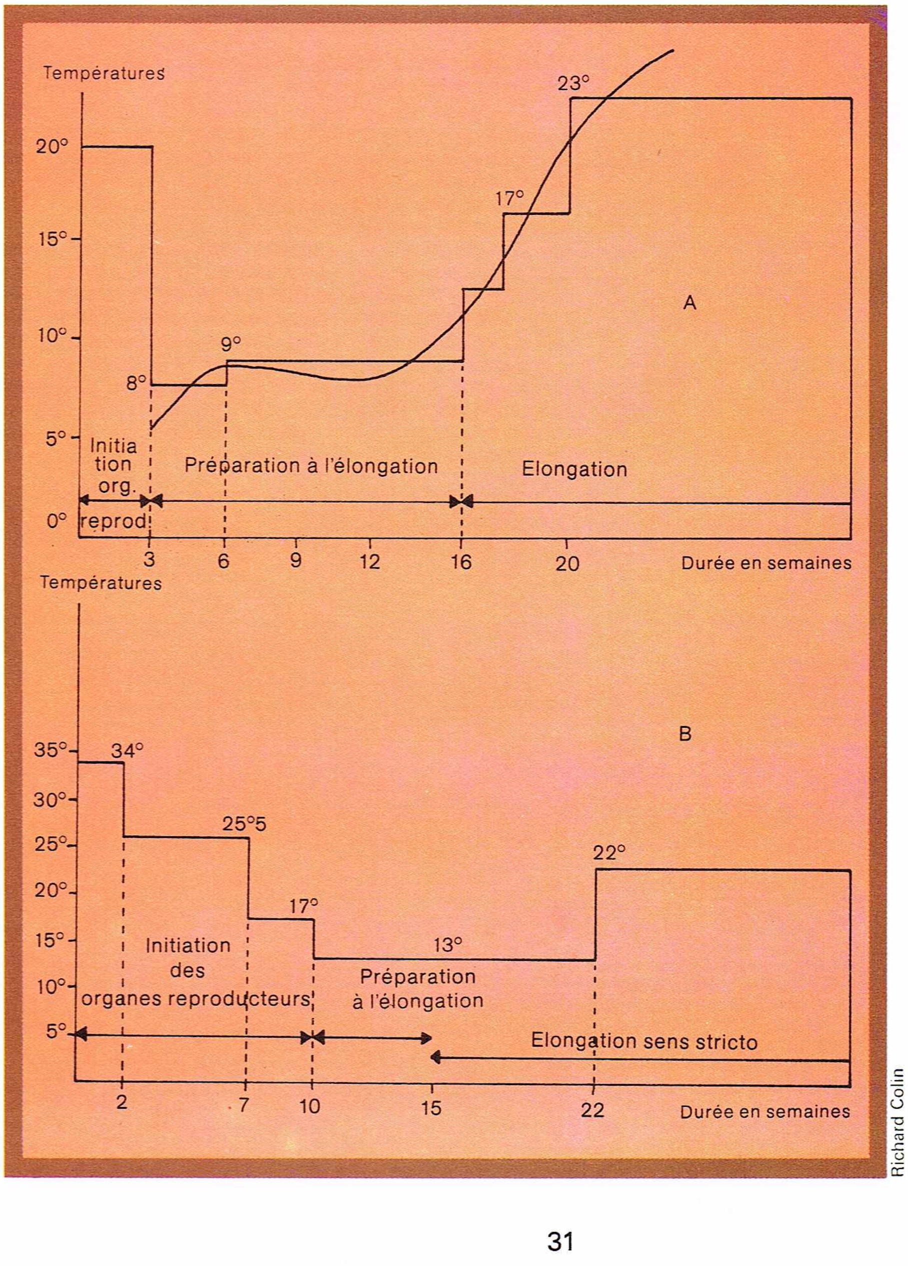
Comme pour la lumière, des alternances de températures différentes peuvent exercer une action sur la croissance des plantes. Chez la tomate, par exemple, pour des températures de jour toujours égales de 26 °C, on a appliqué diverses températures nocturnes : on a alors constaté que la croissance maximale est atteinte pour une température de nuit de 17 °C. En 1934, Blaauw et son école ont pu déterminer, en vue de pratiques culturales, des successions de température à appliquer pendant des durées précises pour favoriser une meilleure floraison des tulipes et des jacinthes. Ces essais ont d'ailleurs été conduits en tenant compte de certaines remarques écologiques : ainsi, N. Dames, rappelant que les tulipes et les jacinthes sont originaires du Proche-Orient et y subissent en été, à l'état de repos, des températures chaudes, avait proposé d'entreposer les bulbes dans des greniers chauds au lieu des caves fraîches en attendant de replanter : la floraison avait été bien meilleure.

Un certain endurcissement au froid est possible et est vraisemblablement assez répandu : pour des pieds de pin cembrot et de callune croissant dans les Alpes orientales vers 2 000 m d'altitude, les courbes expérimentales de résistance au froid des rameaux suivent sur l'ensemble de l'année une évolution comparable à celle de la température.

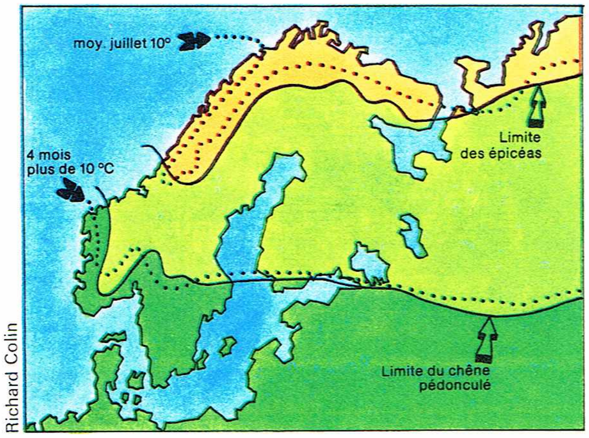
Température et répartition des organismes

Certains isothermes coïncident presque parfaitement avec les limites de répartition géographique de certaines espèces végétales. Ainsi, l'isotherme 4,5 °C de la moyenne du mois de janvier suit à peu près la limite vers le nord de la garance sauvage, plante subméditerranéenne : on peut en conclure que cette plante ne supporte que peu de temps cette température et rarement des températures plus froides. Dans d'autres cas, la limite correspond à celle des zones atteintes par des gelées tardives : c'est le cas pour beaucoup d'arbres fruitiers du sud de la France (abricotiers, pêchers, amandiers).

Pour les organismes des zones chaudes, la limite de survie et de reproduction peut apparaître à des températures beaucoup plus hautes. Par exemple, les récifs de coraux sont limités vers les hautes latitudes, à l'isotherme 21 °C des températures des eaux de surface.

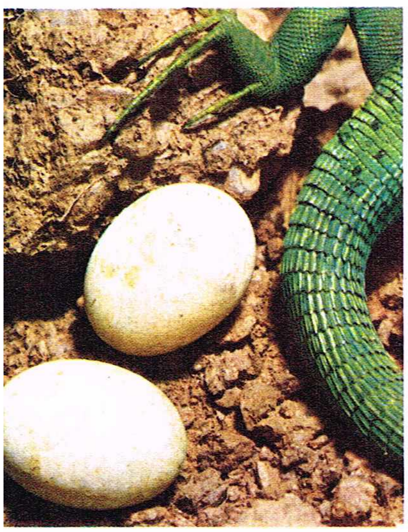


▶ *Représentation cartographique de la relation entre certains isothermes (moyennes des mois les plus chauds) et la limite boréale des épicéas et du chêne pédonculé (d'après H. Walter).*



Richard Colin

▼ *Les œufs des lézards éclosent grâce à la chaleur du sable dans lequel ils sont enfouis; de ce fait, souvent, les espèces ont une limite nord, liée à l'insuffisance de chaleur au-delà.*



A. Margiocco

On estime que certains végétaux sont limités dans notre hémisphère vers le nord par la quantité de chaleur présente en été : c'est le cas de la vigne, du chêne pédonculé, de l'épicéa, dont la limite septentrionale correspond à des isothermes de mois chaud. Il en est de même pour une variété de criquet migrateur dont la limite d'extension coïncide avec l'isotherme d'été de 13,6 °C. On observe aussi que les lézards et les tortues, dont les œufs éclosent grâce à la chaleur du sable dans lequel ils sont enfouis, ont de ce fait une limite nord, liée à l'insuffisance de chaleur au-delà.

Les facteurs hydriques

État hydrique de l'air. Caractérisation de l'humidité climatique

La quantité d'eau contenue dans l'air sous forme de vapeur commande d'une part, au niveau des organismes, de nombreuses réactions, notamment celles de résistance à la sécheresse, d'autre part, à une autre échelle, la répartition des êtres vivants. Il s'agit en effet d'une composante essentielle du climat. Il convient toutefois de remarquer qu'elle est très dépendante des autres données climatiques, et surtout de la température qui commande l'évaporation. L'humidité de l'air est parfois donnée en grammes d'eau par mètre cube d'air *(humidité absolue)*, mais on utilise plus généralement une expression en pourcentage qui exprime l'*humidité relative*. L'humidité relative est le rapport de la quantité d'eau réellement contenue dans l'air à la quantité maximale que celui-ci pourrait contenir à saturation, pour des conditions de pression barométrique et de température fixées. Ce rapport peut être aussi fourni par celui de la pression partielle de vapeur d'eau par rapport à la pression de vapeur saturante à la même température.

La mesure de l'humidité atmosphérique est faite soit avec un hygromètre à cheveux, pour lequel on étalonne les variations de longueur d'une mince mèche de cheveux sous l'influence de l'humidité, soit avec un psychromètre, le modèle le plus simple étant constitué par deux thermomètres dont l'un est initialement maintenu humide au niveau du bulbe.

Ces mesures, d'une précision souvent assez faible, permettent d'évaluer l'humidité de l'air en un point, mais ce facteur est soumis à de grandes variations dans le temps et dans l'espace. C'est pourquoi, pour caractériser une région climatique quant à sa sécheresse relative, on se réfère à la pluviosité et à la température, qui commande principalement l'évaporation. Divers *indices* dits *pluvio-thermiques* ont ainsi été proposés; ils sont calculés de façon à fournir une appréciation moyenne annuelle de l'humidité de l'air.

— L'indice le plus simple est le rapport de la quantité d'eau tombée dans l'année (pluviosité P annuelle moyenne) à la température moyenne annuelle T.

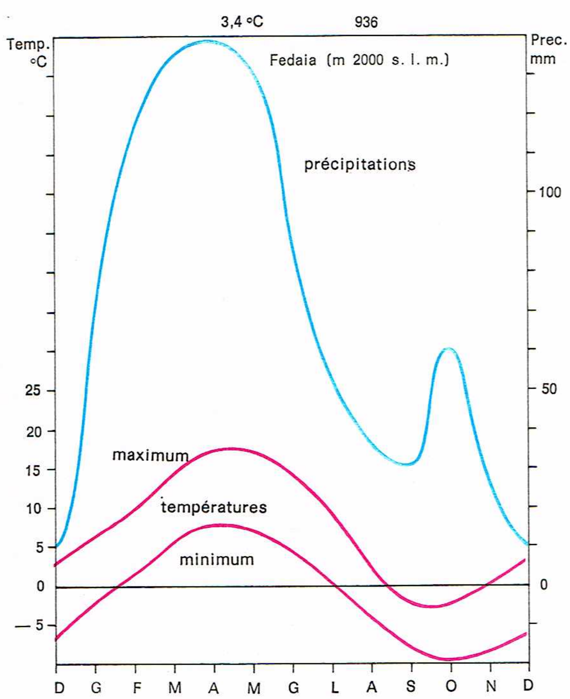
— De Martonne a établi un *indice d'aridité* un peu plus compliqué : $I = \frac{P}{T + 10}$.

— Plus tard, L. Emberger a établi un indice encore plus élaboré, qui tient compte de l'amplitude de la variation des températures, car les accroissements de température agissent fortement sur l'évaporation; cet indice, prévu fondamentalement pour l'étude de la région méditerranéenne, s'écrit :

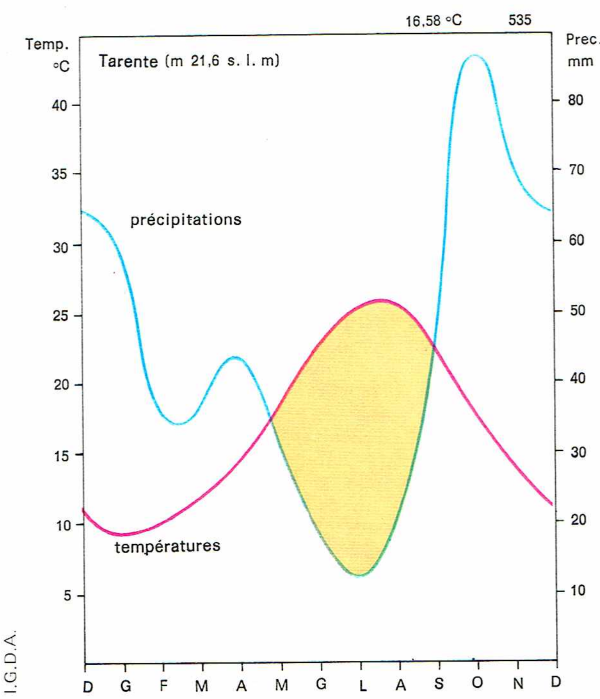
$$I = \frac{P}{\left(\frac{M + m}{2}\right)(M - m)} \times 1\,000;$$

M étant la moyenne des maximums du mois le plus chaud et m la moyenne des minimums du mois le plus froid, ces deux températures étant exprimées en degrés absolus.

On a, par ailleurs, proposé diverses représentations destinées à rendre compte de la répartition de l'humidité au cours de l'année. En effet, les indices précédents représentent, en quelque sorte, une vue synthétique et peuvent parfois en outre avoir une même valeur pour des endroits de climats cependant très différents. H. Gaussen pose en principe que le climat d'une localité est sec si la somme des précipitations d'un mois exprimée en millimètres est inférieure au double de la moyenne (en °C) des températures de ce mois. A partir de cela, on peut construire un *diagramme*, dit *ombro-thermique*, dans lequel on distingue aisément la période sèche,

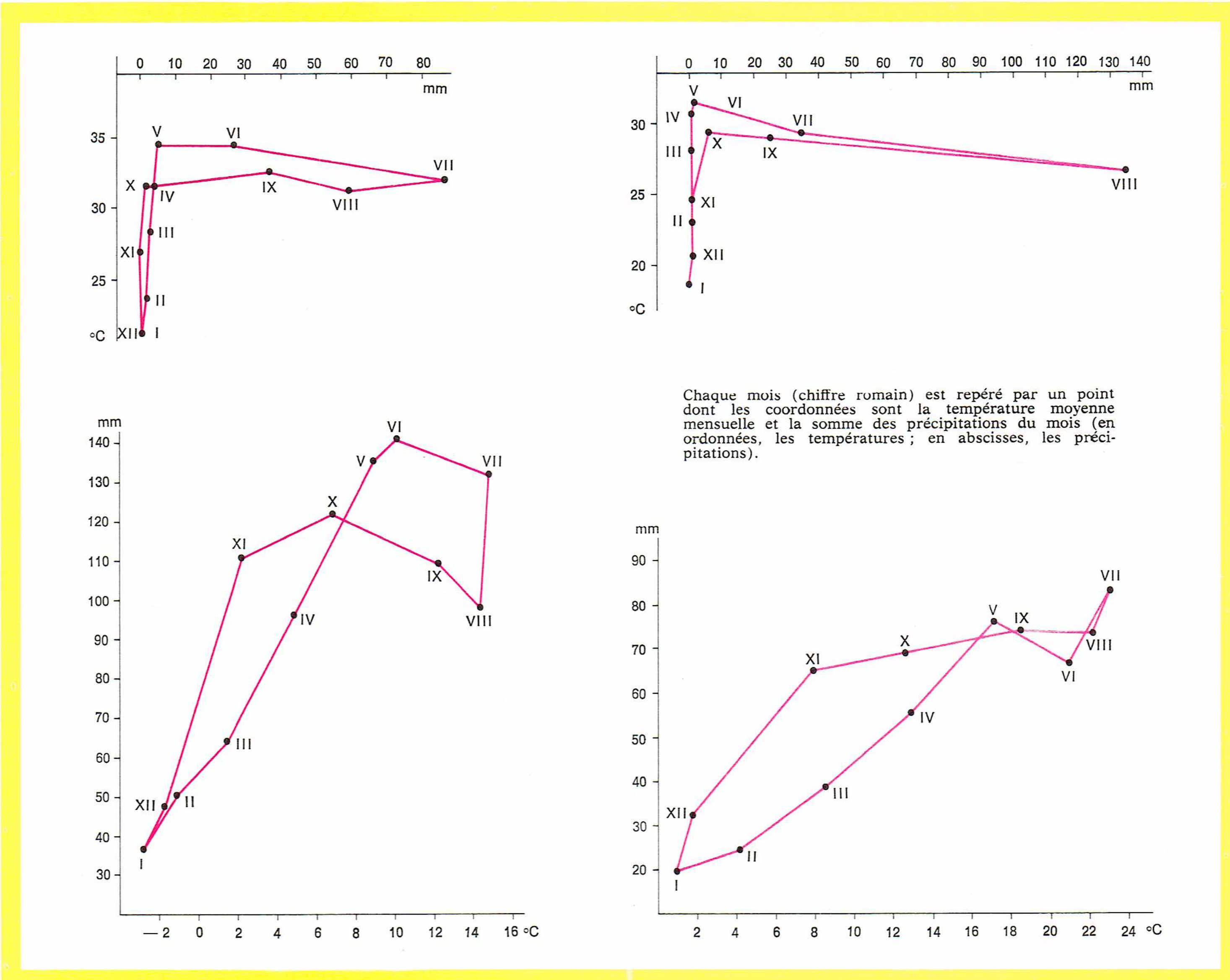


I.G.D.A.



I.G.D.A.

▶ *Exemples de diagrammes ombro-thermiques, ou courbe de Gaussen, de deux localités à climat différent : à gauche, pour l'Alpe de Fedaia (Marmolada) : les moyennes des températures maximales et minimales sont indiquées en rose; à droite, pour Tarente : la période sèche de l'année est indiquée en beige.*



Chaque mois (chiffre romain) est repéré par un point dont les coordonnées sont la température moyenne mensuelle et la somme des précipitations du mois (en ordonnées, les températures ; en abscisses, les précipitations).

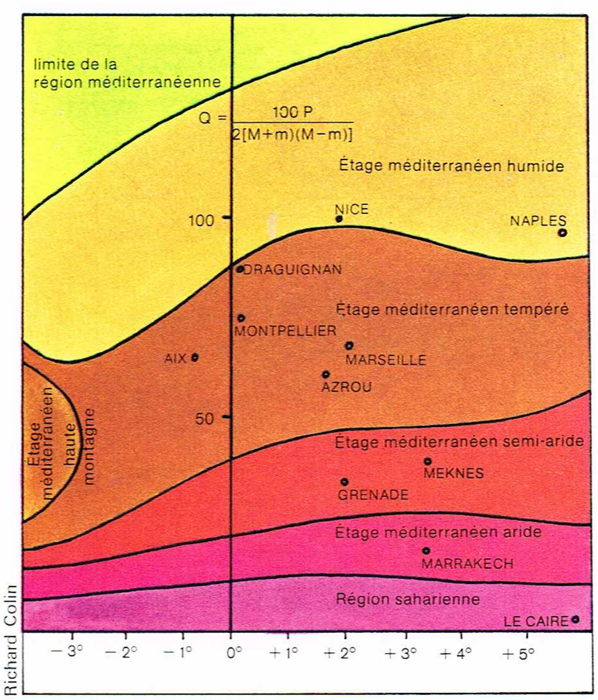
I.G.D.A.

caractérisée par un niveau supérieur de la courbe thermique par rapport à celle de la pluviosité.

En 1948, Thornthwaite a suggéré une représentation semblable, mais en utilisant un autre critère que la température : celui de l'*évapo-transpiration potentielle*. Il calcule ainsi les variations de l'eau perdue, qui ne dépendent pas uniquement de la température : il établit donc un bilan d'humidité climatique plus précis.

D'autres représentations de la variation de l'humidité climatique au cours de l'année sont possibles : ainsi, les *climogrammes* sont obtenus en réalisant un graphique dans lequel chaque mois est représenté par un point, les coordonnées de ce point étant la moyenne mensuelle de la température et la pluviosité du mois. La forme de la figure obtenue en joignant les douze points représentatifs des mois de l'année est significative du type de climat ; la position des points sur le diagramme permet de situer les mois les plus secs.

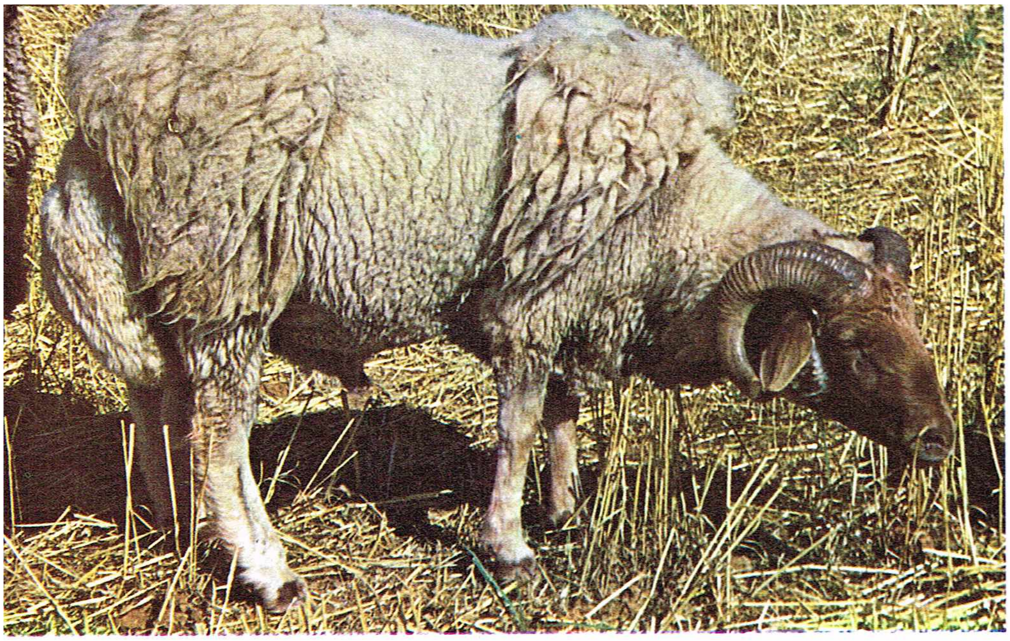
Si l'humidité climatique est trop faible dans certaines zones, celles-ci sont arides, et certaines valeurs de ce facteur hydrique apparaissent alors comme critiques. Les aires géographiques de certaines espèces, les zones de végétations sont fortement influencées par ce caractère climatique ; c'est pourquoi on fait intervenir ce critère dans la délimitation des zones climatiques liées aux zones de végétation. L. Emberger (1933) considère que la végétation de l'étage méditerranéen est répartie dans des zones auxquelles correspondent plusieurs types climatiques, définis à la fois grâce aux valeurs du quotient pluviothermique et à la moyenne du mois le plus froid.



Richard Colin

▲ ***Exemples de climogrammes permettant d'évaluer la variation de l'humidité climatique au cours de l'année : en haut, deux graphiques représentatifs de localités tropicales arides (à gauche, Tombouctou ; à droite, lac Tchad) ; en bas, deux graphiques représentatifs de localités tempérées (à gauche, Cortina d'Ampezzo ; à droite, Bolzano).***

◀ ***Pour la végétation de l'étage méditerranéen on peut distinguer des zones auxquelles correspondent plusieurs types climatiques définis à la fois grâce aux valeurs du quotient pluviothermique (Q), et à la moyenne du mois le plus froid (en abscisse).***



J. Six

▲ *La transformation métabolique d'oxydation des graisses produisant de l'eau favorise chez bon nombre d'animaux des régions désertiques, comme ce bélier à queue grasse* Ovis aries, *la résistance à la sécheresse.*

▼ *Certaines espèces animales marines sont adaptées aux variations d'émersion; un Crustacé libre, la lygie* (Ligia oceanica), *a fait l'objet d'études détaillées quant à son comportement vis-à-vis de l'humidité relative et à sa possibilité de régulation thermique.*

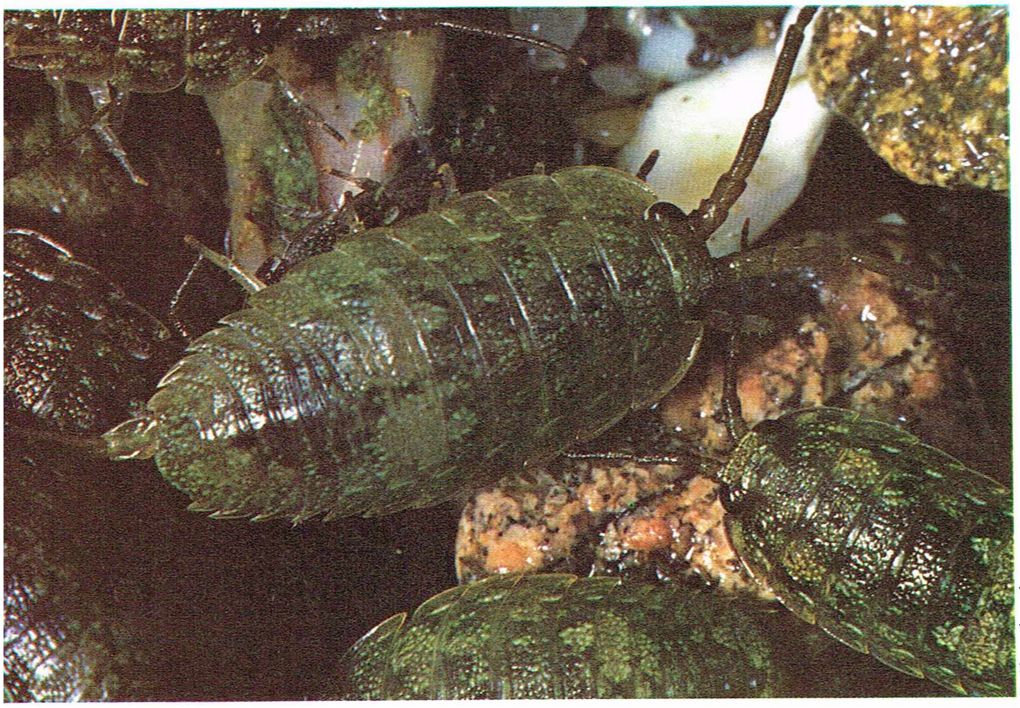
L'action de l'état hydrique de l'air sur les organismes ne peut être envisagée que par l'étude du bilan hydrique des êtres vivants; or, dans les communautés terrestres, cet état hydrique dépend étroitement, d'une part de l'eau disponible dans le sol pour les plantes, et dans la nourriture ou directement sous forme buvable en ce qui concerne les animaux, d'autre part des mécanismes d'utilisation de cette eau et de sa régulation.

Importance de l'eau pour les êtres vivants

L'eau est le constituant le plus important en poids de la matière vivante. Elle participe aux réactions chimiques; elle sert de milieu intérieur et de véhicule pour les produits du métabolisme; en outre, son évaporation intervient dans les phénomènes de régulation thermique.

Dans les milieux aquatiques d'eau douce ou marins, l'eau est évidemment disponible en grande quantité à tout moment : les relations entre les facteurs hydriques et les êtres vivants ne se situent donc pas au niveau des problèmes d'approvisionnement, d'économie et d'utilisation, mais sont uniquement dépendantes des actions liées aux propriétés physiques de l'eau. Ainsi, la pression hydrostatique, la densité et la viscosité du milieu aquatique peuvent intervenir au niveau de certains caractères physiologiques ou morphologiques, notamment ceux qui permettent de supporter les variations de pression.

Quant aux animaux et végétaux terrestres, ils ont besoin d'une alimentation en eau, et les pertes constantes constituent des éléments du bilan hydrique, bien que certains mécanismes puissent les réduire.



A. Kerneis - Jacana

Action des facteurs hydriques sur les animaux terrestres

Chez les animaux terrestres, les pertes d'eau sont dues à l'eau transpirée, à la vapeur contenue dans les gaz expirés, à l'eau présente dans les excréments solides et surtout dans l'urine. L'eau nécessaire leur est procurée de trois façons principales : tout d'abord celle de l'ingestion directe par boisson, puis celle d'une pénétration par la peau lors de l'immersion plus ou moins longue en milieu aquatique ou par contact avec des surfaces humides (Amphibiens, certains Mollusques, diverses larves d'Insectes, des Acariens et des Crustacés à cuticule mince) et, enfin, celle de l'eau contenue dans les aliments d'origine animale ou végétale. Dans ce dernier cas, l'eau est constituée par l'eau libre des milieux intérieurs ou intercellulaires; cependant, dans quelques cas d'ingestion de substances très sèches, il est possible que l'eau soit produite par voie métabolique, par exemple par oxydation de lipides (chez les charançons du riz et du blé).

Cette transformation métabolique d'oxydation des graisses produisant de l'eau est celle qui a lieu chez certains animaux qui peuvent survivre longtemps sans boire. Le cas le plus classique est celui du chameau et du dromadaire, qui peuvent obtenir, en cas de privation, de l'eau à partir des graisses contenues dans leur bosse. D'autres animaux des zones désertiques, comme certaines gazelles, certaines races de moutons à queue adipeuse et le rat-kangourou *(Dipodomys)*, ont les mêmes possibilités. Chez ce dernier, en outre, plusieurs éléments favorisent la résistance à la sécheresse : l'absence de glandes sudoripares, la production de fèces très peu hydratées et d'une urine très fortement concentrée, la possibilité d'obtenir son eau presque uniquement à partir de l'eau métabolique, et aussi une activité limitée à la nuit, car il reste le jour dans son terrier.

Plusieurs comportements des animaux sont plutôt des façons d'éviter la sécheresse que de la supporter. Dans les régions à saison sèche, certains Vertébrés (Dipneustes, Amphibiens, Reptiles, Mammifères, Lémuriens) entrent en vie ralentie : il y a *estivation*. Au contraire, des déplacements permettent de quitter la région défavorable, soit de façon saisonnière par des migrations (Oiseaux, Mammifères), soit par le nomadisme, lequel est lié aux conditions du moment (présence de pâturages et de points d'eau), soit même par des émigrations définitives lorsque des territoires acquièrent et gardent pour de longues années des conditions défavorables.

Chez les Invertébrés, les mécanismes permettant de supporter ou d'éviter la sécheresse sont comparables. Chez les Insectes et l'ensemble des Arthropodes, ceux qui ont un tégument plus épais perdent moins d'eau. Une autre possibilité de réduction de la perte d'eau est la fermeture des orifices respiratoires, ou même l'obturation de la coquille, comme chez les Gastéropodes. Des phénomènes d'estivation permettant la vie sans apport d'eau *(anhydrobiose)* s'observent chez les Rotifères, les Tardigrades, les Nématodes, les Insectes, les Mollusques, etc. Cette anhydrobiose atteint plusieurs années pour un escargot de la bordure du désert saharien, *Helix desertorum*. Pour certaines espèces, il existe des formes de résistance : gemmules des Éponges, kystes, etc.

De nombreuses observations réalisées sur les Insectes montrent le rôle de l'humidité atmosphérique et de l'eau sur l'activité, le comportement et sur les cycles de reproduction. Ainsi, chez les moustiques, on a constaté que *Culex fatigans* cesse de se nourrir quand l'humidité relative descend en dessous de 40 %, alors que pour *Anopheles maculipennis* l'activité est maximale pour 94 % d'humidité relative. Certains Coléoptères, comme *Tribolium confusum* et *Dermestes vulpinus*, se nourrissent moins abondamment si l'humidité est trop haute. En ce qui concerne la reproduction, les phénomènes de copulation ainsi que la vitesse de développement des œufs et des larves sont généralement dépendants de l'humidité relative; il existe un optimum pour chaque processus et pour chaque espèce.

Les animaux marins soumis à des périodes d'émersion plus ou moins longues du fait qu'ils vivent dans la zone de balancement de marées constituent un cas particulier. Dans les endroits où la marée a un écart de plusieurs mètres entre marée haute et marée basse, il est possible d'observer une véritable *zonation verticale* sur la bande où les organismes sont à découvert deux fois par jour :

ceux des zones supérieures sont découverts plus longtemps, ceux de la zone la plus haute n'étant même atteints par l'eau qu'au moment des marées de vive eau. Plusieurs espèces animales, les littorines (Gastéropodes), des balanes (Crustacés fixés) et des lygies (Crustacés libres), sont adaptées à de telles variations : certains mécanismes leur permettent d'éviter la dessiccation lorsqu'elles sont à découvert.

Ces réactions sont surtout d'évitement; on peut les classer ainsi :

— le maintien dans les flaques dues aux irrégularités du relief, bien qu'il y ait des variations de nombreux autres facteurs écologiques (température et salinité en accroissement, taux d'oxygène en baisse) ;

— l'enfoncement dans le substrat meuble (vase ou sable), qui conserve plus longtemps de l'eau, ou dans les fentes de rochers, ou encore le déplacement sous un abri (galets, Algues) ;

— pour les espèces fixées surtout, la fermeture des coquilles (certains Mollusques) ou de la coque de protection (balanes), ou encore la rétraction (anémone de mer).

Un Crustacé libre, la lygie *(Ligia oceanica)*, a été étudié en détail par Edney (1953) des points de vue de son comportement vis-à-vis de l'humidité relative et de sa possibilité de régulation thermique. La lygie vit dans la zone supérieure de balancement des marées. Les jeunes restent toujours abrités dans des zones où l'humidité relative est proche de la saturation (100 %). Les adultes supportent par contre une humidité relative atteignant seulement 70 %, et des températures qui, lors d'une exposition au soleil, atteignent jusqu'à 40 °C ; cependant, à 100 % d'humidité, ces mêmes adultes meurent si la température dépasse 30 °C, car dans ce cas le processus thermorégulateur de la transpiration ne peut pas avoir lieu.

Les exigences des divers animaux terrestres vis-à-vis de l'eau permettent de les classer en groupes qui présentent les mêmes exigences écologiques sur ce plan. On distingue ainsi :

— les *amphibies* et les animaux marins découverts à marée basse, qui vivent une partie du temps dans l'eau ;

— les *hygrophiles,* qui recherchent les endroits très humides : sols, fentes de rochers, bois et écorces, comme c'est le cas pour les lombrics, les Gastéropodes, les cloportes, les Collemboles et autres Invertébrés du sol ;

— les *mésophiles,* dont les exigences vis-à-vis de l'eau sont moyennes et qui ont généralement une bonne tolérance (dans certaines limites) à la variation des facteurs hydriques; c'est le cas le plus fréquent;

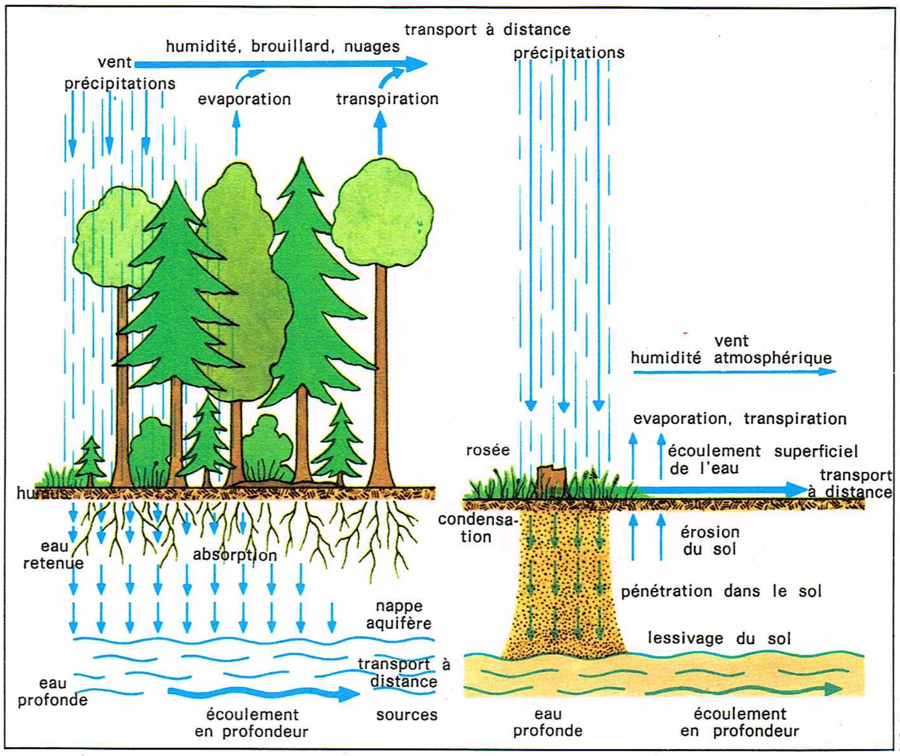
— les *xérophiles,* qui habitent les zones sèches avec un certain échelonnement selon les régions (climats méditerranéens, désertiques, etc.) ; certains Mammifères, déjà cités, de nombreux lézards et, chez les Insectes, beaucoup de criquets sont adaptés à de telles conditions.

Les espèces vivant dans des milieux extrêmes, qu'elles soient hygrophiles ou xérophiles, ont généralement une marge de tolérance étroite, bien moindre que celle des mésophiles : ainsi, le poisson d'argent de nos habitations *(Lepisma saccharina)* ne peut vivre que dans un air à humidité relative supérieure à 70 %; par ailleurs, ses possibilités de reproduction sont les meilleures entre 85 % et 50 %.

La tolérance aux variations et les exigences globales peuvent varier considérablement selon le stade de vie (ou *écophase,* selon le terme de B. Dussart) : chez les Insectes, les larves et les adultes ont assez fréquemment des réactions différentes.

Action des facteurs hydriques sur les plantes

Les végétaux terrestres, essentiellement les plantes vasculaires, puisent leur eau dans le sol. L'eau provient des pluies et des autres précipitations (neige, rosée, brouillard) ; les plantes peuvent utiliser cette eau soit directement dans les couches superficielles du sol si le sol reste humide après des précipitations, soit de façon différée si l'eau a été emmagasinée au sein d'une nappe un peu plus basse mais restant à proximité des racines les plus profondes. L'eau est rejetée dans l'atmosphère sous forme de vapeur issue du phénomène physique d'évaporation et du processus biologique de transpiration des plantes elles-mêmes; la condensation de cette vapeur d'eau permet la formation de nuages. Le cycle est ainsi bouclé.



I.G.D.A.

▲ ***Schéma de la répartition et des effets des précipitations sur une surface couverte de forêts d'une part et sur une zone à faible végétation d'autre part. Dans le premier cas, l'eau pénètre le sol lentement, s'y accumule, et constitue une réserve pour les racines; il y a augmentation de l'humidité ambiante et formation de brouillard et de nuages. Dans le second cas, les précipitations atteignent directement le sol, provoquant son lessivage et l'érodant.***

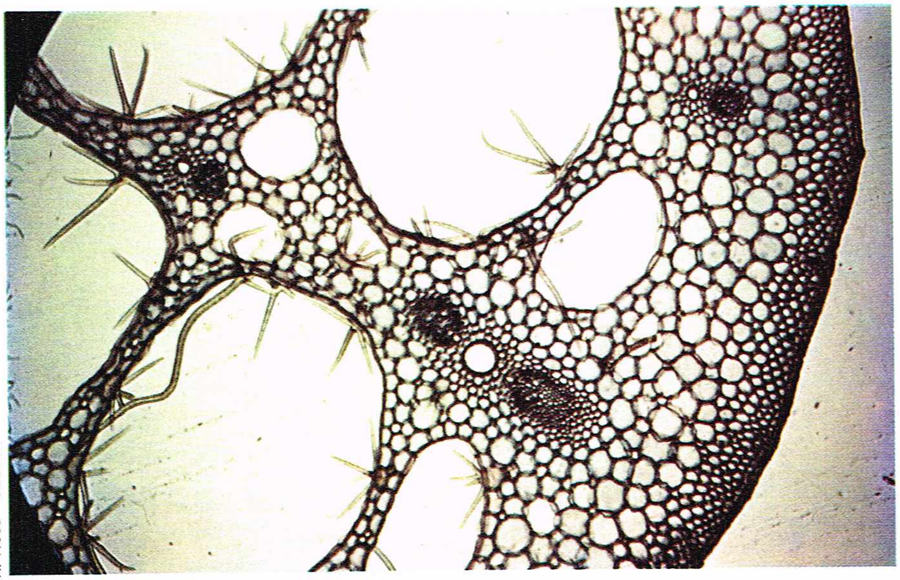
Pour établir le bilan hydrique des plantes, il faut connaître la manière dont le sol est alimenté en eau et celle dont il la conserve, les possibilités d'utilisation de l'eau du sol par les plantes, et enfin l'importance des pertes par évaporation et transpiration. Indépendamment des facteurs climatiques généraux qui commandent le volume général des précipitations sur une région donnée, le couvert végétal influence localement la façon dont l'eau parvient au sol.

Si l'on considère le cas d'un couvert forestier, l'eau de pluie est interceptée par le feuillage; une partie reste sur les feuilles après la pluie et s'évapore sans parvenir au sol : dans le cas d'une pluie très faible et douce, l'interception peut être totale. Par ailleurs, l'ensemble formé par les branches et le tronc, surtout chez les espèces feuillues, est analogue dans sa forme à un réseau hydrographique. Cela explique qu'une part parfois importante de l'eau ruisselle jusqu'à la base du tronc, ce qui entraîne une répartition inégale au sol; dans le cas de fortes pluies, l'eau ainsi conduite le long du tronc *(stem-flow)* dépasse 20 % du total pour des hêtres et même 40 % pour certains *Acacia* australiens. Lorsque l'eau arrive au sol, elle est absorbée comme par une éponge au niveau de la strate basse composée par les Mousses et les Lichens, au niveau de la litière de feuilles, plus ou moins décomposée, et au niveau des horizons superficiels du sol, riches en débris organiques et en humus.

Dans le sol, la partie en excédent s'infiltre lentement vers le bas et rejoint la nappe aquifère. Si le sol est déjà gorgé d'eau, il y a alors un ruissellement superficiel, ralenti cependant par les obstacles végétaux dans le cas où la couverture végétale est abondante. Au contraire, si le sol est nu ou en pente, l'importance du ruissellement s'accroît et l'eau ne se fixe pas dans le sol. On comprend que la présence d'un couvert végétal surtout forestier puisse limiter les risques d'inondation en cas de fortes pluies, essentiellement par le ralentissement qu'entraîne dans la circulation le stockage au niveau des strates basses et du sol.

Les brouillards et les nuages bas peuvent fournir un apport d'eau au sol s'il y a interception par la végétation : ce cas est fréquent sur la côte occidentale des États-Unis ou la côte de l'Amérique du Sud. Dans quelques cas, c'est même la seule source d'eau (désert côtier du Pérou). De même, si les rosées ne procurent qu'une faible quantité d'eau, on a pu montrer que dans certaines régions arides divers végétaux absorbaient directement cette eau par leur surface foliaire.

L'humidité du sol peut s'exprimer en pourcentage du poids sec, mais cette valeur ne renseigne pas sur la



K. Ross - Jacana

▲ *Selon l'alimentation en eau des milieux qu'elles colonisent, les plantes présentent des caractères morphologiques particuliers; ainsi chez le nénuphar, plante hygrophile, cette coupe de pétiole montre l'importance des lacunes aérifères.*

disponibilité exacte de l'eau pour les plantes. On distingue, en effet, suivant la manière dont l'eau se comporte vis-à-vis des structures présentes dans le sol, plusieurs états de l'eau dans le sol. Lorsqu'on laisse s'écouler l'eau présente dans un sol gorgé d'eau (dont tous les espaces libres entre les particules sont occupés par l'eau), on recueille l'eau s'écoulant par gravité sous l'effet de la pesanteur : c'est l'*eau de gravité*. Lorsque le sol a perdu cette eau, on dit qu'il est à son point de rétention maximale ou à sa *capacité au champ* (« field capacity » des auteurs anglo-saxons). Si le sol continue à perdre son eau par simple évaporation, l'eau contenue dans les plus fins capillaires part : elle constitue l'*eau de capillarité*. Même pour un sol apparemment sec, il reste toujours un peu d'eau dont la quantité dépend de l'humidité atmosphérique : c'est l'*eau d'hygroscopicité*.

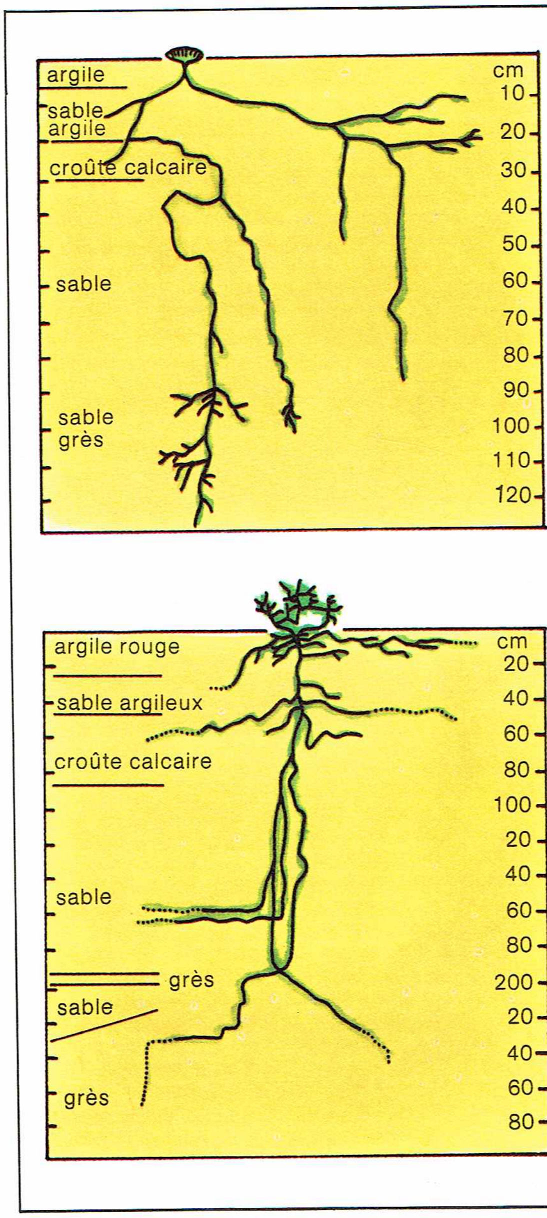
Plus un sol s'assèche, plus l'eau s'y trouve retenue fortement : l'énergie de rétention de l'eau par le sol est appelée *potentiel hydrique,* ou *potentiel capillaire,* ou encore *contrainte totale d'humidité du sol;* elle s'exprime, selon les cas, soit en unités de travail ou d'énergie, soit en unités de pression. Pour chasser l'eau de gravité d'un sol, il faut exercer selon la nature du sol des pressions diverses : 1/10 d'atmosphère pour un sol sableux, 1/3 d'atmosphère pour un sol limoneux, 1 atmosphère pour un sol argileux. Lorsque le sol ne renferme plus que l'eau d'hygroscopicité, celle-ci est retenue par des forces considérables, qui sont de l'ordre de 220 atmosphères dans un air à 85 % d'humidité relative, et 1 000 atmosphères dans un air à 50 % d'humidité relative, ces valeurs pouvant différer aussi selon les types de sols.

La tranche d'eau utilisable par les plantes est comprise entre la quantité d'eau présente dans le sol à la capacité au champ et la quantité d'eau qui correspond à la limite inférieure de l'eau de capillarité que peut utiliser la plante. En effet, cette dernière quantité, appelée *point de flétrissement permanent,* correspond à la force de succion maximale des racines permettant à la plante de puiser de l'eau. Si les forces de rétention de l'eau par le sol dépassent cette valeur, la plante fane. Au point de flétrissement permanent, la teneur en eau du sol correspond à une pression de 15 à 16 atmosphères pour des plantes vivant dans des sols moyennement humides; elle est plus forte pour des plantes de lieux très secs, plus faible pour des plantes de lieux très humides.

Pour cette même force de rétention de l'eau par le sol, la quantité d'eau exprimée en pourcentage dépend de la nature du sol; on observe pour un sol sableux environ 5 % d'eau, pour un sol limoneux de 8 à 10 %, pour un sol argilo-limoneux 15 %, enfin pour un sol tourbeux 50 %. Cela indique qu'un sol argileux ou un sol riche en matière organique peut contenir beaucoup d'eau sans que celle-ci soit disponible pour la plante.

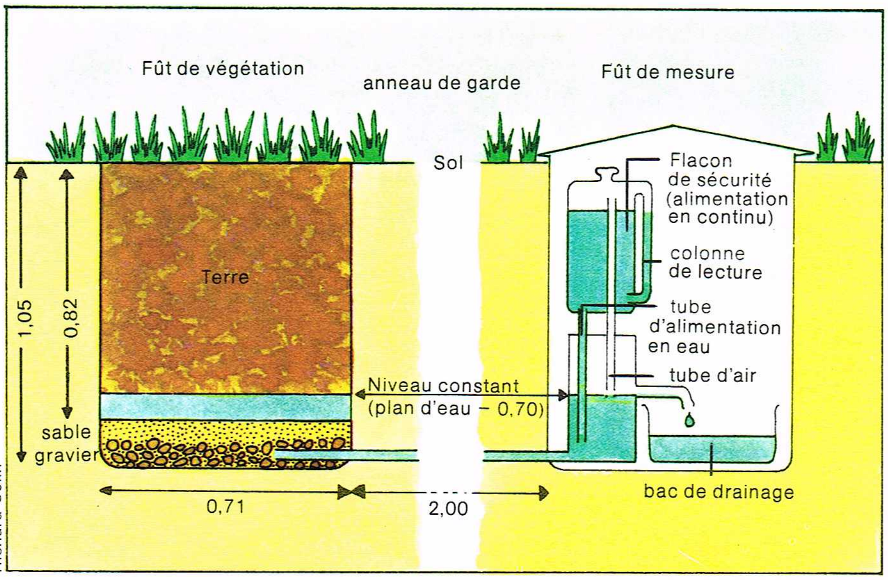
La teneur en eau du sol, compte tenu des données précédentes, commande l'utilisation de l'eau par les plantes; mais la quantité d'eau puisée par celles-ci, qui doit équilibrer les pertes qu'elles subissent, dépend de la taille du végétal dans ses parties souterraines. Certaines espèces ont un appareil radical très développé dans tous les sens de l'espace; ce système, dit *intensif,* est fréquent chez de très nombreuses Graminées. D'autres systèmes, dits *extensifs,* ont leur développement limité dans le plan horizontal ou selon une seule direction vers la profondeur; le système intensif est répandu chez les plantes de terrains sableux secs, où certaines espèces, comme le *Sedum acre* (J. Guittet, 1961), ont un ensemble de racines étalées à très faible profondeur, ce qui leur permet d'utiliser l'eau même dans le cas d'une petite pluie mouillant seulement la couche superficielle. Quant aux racines à développement en profondeur, elles peuvent même atteindre la nappe phréatique à des niveaux dépassant parfois 10 mètres (luzernes, *Alhagi, Andira humilis*). Dans un même endroit, on peut observer une stratification des systèmes radicaux correspondant à une occupation complémentaire des divers horizons du sol.

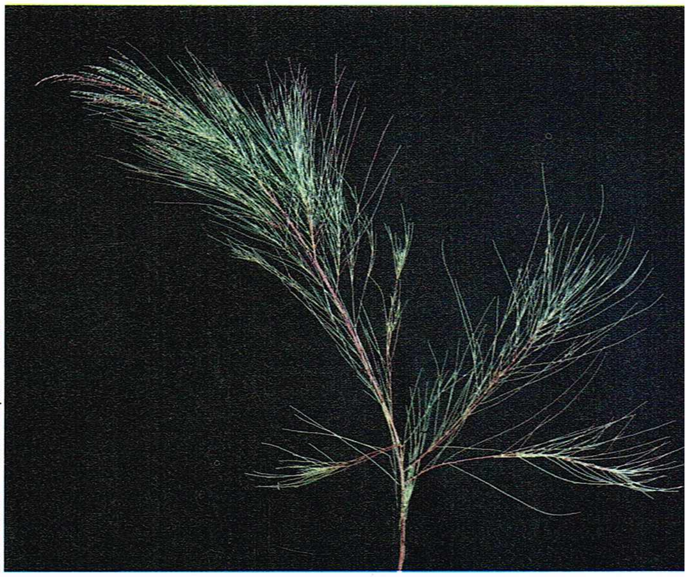
Il est certain que, surtout lors de l'établissement des plantes, celles qui ont une croissance radicale rapide sont avantagées dans la prise de possession de l'espace. La croissance n'a lieu que dans de bonnes conditions d'alimentation en eau du sol : ainsi, un excès d'eau empêche la croissance (phénomène d'asphyxie); des périodes de sécheresse induisent chez la moutarde *(Sinapis alba)* la formation de courtes racines tubérisées (N. Vartanian, 1970), qui pourraient intervenir dans la résistance à la sécheresse.



Richard Colin

▶ *La teneur en eau du sol commande l'utilisation de l'eau par les plantes; on remarque, sur ces schémas du système racinaire de plantes du désert, à la fois un enracinement profond et une extension latérale du système à tous les niveaux, pour profiter en profondeur et en surface de l'eau disponible (d'après H. Walter).*





▲ *A gauche,* ***représentation schématique d'un*** **évapotranspiromètre** ***(modèle Plaisance-Haut).*** ***A droite, une plante xérophile*** **(Casuarina).**

La perte d'eau par un couvert végétal est due à l'évaporation physique à partir du sol et au processus biologique de la transpiration des végétaux. L'évaporation de l'eau nécessite un apport d'énergie fournie par l'énergie lumineuse dans ses radiations infrarouges : elle dépend donc de la température. La température du sol est elle-même liée à sa couleur, à la qualité de sa surface, etc. Par ailleurs, l'évaporation est plus intense en air sec : elle dépend donc de l'humidité atmosphérique. Le vent accroît aussi le départ d'eau par évaporation.

Chez les plantes, l'eau est perdue par transpiration selon deux processus : la *transpiration cuticulaire* et la *transpiration stomatique*. La transpiration cuticulaire est plus réduite : il s'agit du départ d'eau par évaporation au travers de la cuticule des surfaces foliaires. La transpiration stomatique est beaucoup plus importante : elle se produit lorsque l'alimentation en eau est bonne et s'effectue par les ouvertures stomatiques des épidermes. Si un déficit hydrique se manifeste dans la plante, il y a fermeture des stomates et annulation de la transpiration stomatique, mais la transpiration cuticulaire persiste. Les quantités d'eau transpirées par les végétaux sont très importantes vis-à-vis de la matière produite (cf. le chapitre décrivant le cycle de l'eau).

Selon l'alimentation en eau des milieux qu'elles colonisent, les plantes présentent diverses adaptations et divers caractères morphologiques particuliers.

— Chez les *plantes hygrophiles* des milieux très humides, les feuilles sont de grandes dimensions et étalées, les stomates sont nombreux au niveau des épidermes des faces des feuilles et la cuticule est mince ; dans les tiges, les tissus de soutien sont peu abondants et, au contraire, les lacunes aérifères sont bien développées, le port dressé de la plante étant assuré par une turgescence constamment élevée.

— Chez les *plantes xérophiles,* ou *xérophytes,* les feuilles sont de taille réduite, parfois même absentes (certains genêts, *Casuarina, Ephedra*) ; la cuticule épidermique est épaissie, ou un feutrage de poils recouvre les feuilles ; les stomates sont peu nombreux, localisés à la face inférieure, et les feuilles de certaines espèces ont une possibilité de reploiement sur elles-mêmes, réduisant ou supprimant le contact des stomates avec l'extérieur ; les tissus de soutien sont abondants et assurent la rigidité du port de la plante en cas de sécheresse. Les formes épineuses ne sont pas rares. Les plantes grasses (Cactées, Crassulacées, certaines Euphorbiacées et Composées) présentent des formes morphologiques particulières, liées à la vie dans les déserts ou dans les milieux salés (salicornes).

— Les *plantes mésophiles,* les plus répandues en zone tempérée, ont des caractères intermédiaires entre ceux des plantes hygrophiles et des plantes xérophiles.

Quel que soit le milieu où elles se trouvent, les plantes ne peuvent utiliser plus d'eau que celui-ci n'en reçoit au niveau du sol par les précipitations et, éventuellement, par l'intermédiaire de la nappe phréatique.

On a coutume d'évaluer la quantité d'eau perdue par une surface de sol nu ou portant de la végétation par l'*évapo-transpiration*. On distingue l'*évapo-transpiration potentielle* (Thornthwaite, 1948), correspondant à une notion théorique et définie comme la quantité d'eau que pourrait évaporer une surface terrestre continuellement alimentée en eau, et l'*évapo-transpiration réelle*.

En fait, l'*évapo-transpiration potentielle* représente une évaluation des influences climatiques sur le phénomène de perte d'eau par évaporation et par transpiration. Plusieurs auteurs ont donné des formules ne tenant pas compte de la nature du sol et de la végétation qui le recouvre ; ainsi Turc (1961) a proposé une formule permettant de calculer l'évapo-transpiration potentielle (ETp), évaluée en mm/mois :

$$\mathrm{ETp} = 0{,}4 \left(\frac{t}{t + 15}\right) (\mathrm{Rg} + 50)$$

t étant la température moyenne de l'air sous abri pendant le mois considéré, et Rg la radiation globale d'origine solaire. Bouchet (1960) utilise dans sa formule des résultats de mesures d'évaporation réalisées à partir d'un *évaporimètre* de Piche. On peut aussi procéder à des mesures à l'aide de *cases lysimétriques,* comme le modèle Plaisance-Haut.

La mesure de l'*évapo-transpiration réelle* tient compte des périodes où l'alimentation en eau est mauvaise. Cette grandeur doit être mesurée sur un bilan annuel ; s'il n'y a pas d'apport d'eau profonde, elle équilibre l'apport par les précipitations.

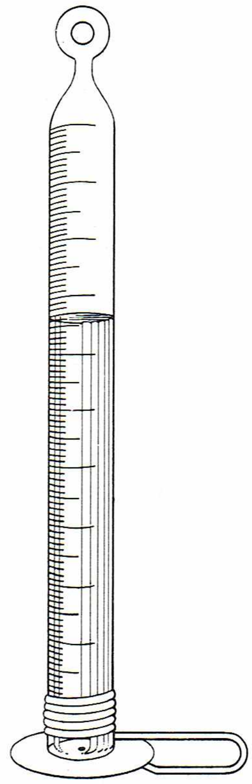
Les facteurs chimiques

Les facteurs climatiques, et même hydriques sous certains aspects, interviennent essentiellement au niveau de phénomènes physiques influençant le comportement, l'activité et la répartition des êtres vivants. Les éléments chimiques soit isolés, notamment sous les formes ionisées, soit incorporés dans divers corps, participent directement au métabolisme de la constitution même de la matière vivante ou exercent une influence en agissant sur diverses réactions métaboliques.

Les constituants gazeux, surtout l'oxygène et le gaz carbonique, ont une grande importance, qu'ils soient libres dans l'atmosphère ou dans les interstices des sols, ou qu'ils soient dissous dans les eaux ou dans la solution du sol.

Les éléments minéraux, parfois pondéralement importants dans la masse des êtres vivants, comme le calcium, le phosphore, le potassium et le soufre, sont indispensables à la formation de la matière vivante et au fonctionnement fondamental. Il en est de même pour d'autres, dits oligo-éléments. Les taux de ces différents éléments dans le milieu influencent donc indirectement les organismes. L'azote, qui forme la majeure partie de l'atmosphère et qui est présent dans les sols et dans les eaux sous diverses formes minérales, est aussi essentiel pour la

▼ **L'évaporimètre de Piche** ***permet d'évaluer la quantité d'eau perdue par évaporation physique selon les conditions ambiantes.***





R.T.F. Gantes - Pitch

▲ *La présence de pigments respiratoires chez les organismes aquatiques, telle cette larve de libellule* (Aeschne), *joue un rôle fixateur d'oxygène pour des taux très faibles.*

fabrication des substances protéiques. Tous ces corps entrent dans des cycles biogéochimiques actuels, à durée de révolution variable, mais fortement liés aux processus géodynamiques externes qui s'intègrent dans l'échelle des temps géologiques. En tant que facteurs chimiques, c'est l'action due à leur présence ou leur absence, leurs teneurs et leurs variations dans le milieu qui influencent les êtres vivants.

Les facteurs chimiques gazeux

L'oxygène

Vis-à-vis de l'oxygène, tous les êtres vivants n'ont pas les mêmes besoins. Pour un grand nombre, il est indispensable : ce sont les organismes *aérobies*. Les aérobies utilisent l'oxygène à partir du phénomène respiratoire pour oxyder les molécules organiques ; cette réaction leur fournit l'énergie nécessaire à la poursuite de leur activité métabolique, à leurs déplacements, à la transpiration, etc. C'est seulement parmi les formes vivantes, souvent de petite taille (Bactéries, Champignons, surtout), qu'on rencontre les espèces capables, par d'autres types de réactions, de libérer de l'oxygène : ce sont les *anaérobies*. Il existe, en outre, des formes intermédiaires, dont les besoins en oxygène sont limités. En ce qui concerne les aérobies, non seulement les animaux respirent et donc consomment de l'oxygène, mais il en est de même des végétaux. Pour ceux-ci, si le phénomène est masqué pendant le jour par le processus photosynthétique, la respiration n'en continue pas moins d'exister, même pendant ce temps.

— C'est *dans l'air* que l'oxygène est le plus abondant : il représente presque 21 % de l'atmosphère ; cette teneur est pratiquement constante, étant donné le recyclage permanent et les mouvements de l'air, qui assurent une homogénéisation. Il y a toutefois une variation importante de la teneur en oxygène avec l'altitude : ainsi, au sommet du mont Everest, qui atteint presque 8 500 m, la pression relative d'oxygène est réduite de 68 % environ, au mont Blanc de 46 % et à Mexico de 23 % ; on estime que la réduction est de 50 % à environ 5 500 m d'altitude. Ce sont surtout les Vertébrés supérieurs qui sont le plus sensibles à cette variation.

Par exemple, les peuples de la cordillère des Andes présentent une adaptation caractérisée par une capacité pulmonaire accrue et un plus grand nombre de globules rouges, favorisant la fixation d'une plus grande quantité d'oxygène. Cette adaptation se produit aussi lorsqu'un sujet se déplace provisoirement vers une zone d'altitude. Ainsi, le nombre d'hématies, voisin de 5 000 000/mm^3 au niveau de la mer, peut atteindre 7 000 000 après 24 heures passées à 5 000 m (Folk, 1966) ; cependant, le taux d'oxygène dissous du sang reste de 73 % au lieu de 92 % en plaine. Au-delà d'un taux de 56 % environ, correspondant à une altitude supérieure à 7 500 m, les difficultés respiratoires deviennent alors trop grandes et l'adaptation insuffisante : les membres des expéditions en très haute montagne (monts himalayens) doivent alors recourir à des moyens d'oxygénation artificiels.

Chez les animaux des Andes, comme la vigogne et le lama, le sang est capable de contenir à pression égale d'oxygène une quantité plus élevée de celui-ci que l'homme (de l'ordre de 10 % à 15 % en plus).

— *Dans le sol* (sauf s'il s'agit de sols gorgés d'eau jusqu'à un niveau plus ou moins proche de la surface) de l'air et donc de l'oxygène sont présents dans les interstices. Les qualités mécaniques du sol, liées à la grosseur des particules et à la proportion des différentes catégories de celles-ci, commandent la possibilité d'espaces plus ou moins importants. La teneur en oxygène varie aussi avec la profondeur, car l'activité respiratoire des racines, de la microfaune et de la microflore consomme de l'oxygène, et la diffusion à partir de l'atmosphère se fait moins bien : par exemple, à 1,50 m le pourcentage d'oxygène n'est plus que de 8 à 9 %, alors qu'à cette même profondeur il est proche de 18 % dans un sol sableux.

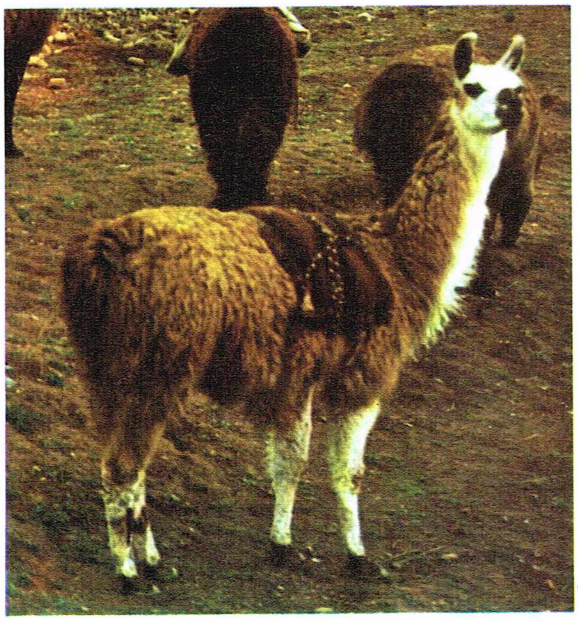
Selon que le sol est bien ou mal aéré, on y rencontre des êtres vivants différents. Dans les sols convenablement aérés, des Bactéries, des Champignons, des Actinomycètes, de nombreux petits Invertébrés (Collemboles, Oribates, Nématodes, lombrics) sont présents et les racines des plantes se développent bien. En sol non aéré, dominent des Bactéries anaérobies comme les *Clostridium*, ou celles qui réduisent les nitrates, diminuant ainsi la fertilité.

Au cours d'une année, on peut observer d'assez grandes variations de la teneur en oxygène à une profondeur donnée du sol : cela est dû aux variations de l'activité biologique en général, mais certaines baisses brutales sont attribuées, d'une part aux pluies abondantes, d'autre part à un ralentissement en période sèche du fouissage de certains animaux, comme les lombrics.

— C'est probablement *dans les eaux* que la teneur en oxygène est à la fois la plus variable et la plus importante pour les êtres vivants. La solubilité de l'oxygène gazeux dans l'eau est réduite : elle est de 10 mg/l à 14 °C et de moins de 8 mg/l à 26 °C (sous des conditions normales de pression). Ces chiffres sont extrêmement bas, si on les compare à la teneur atmosphérique.

La solubilité de l'oxygène dans l'eau diminue avec l'élévation de la température ; pour une pression de 760 mm de mercure la correspondance est la suivante :

à 0 °C : 14,2 mg/l (10 cm^3/l),
à 5 °C : 12,4 mg/l (8,7 cm^3/l),
à 10 °C : 11 mg/l (7,8 cm^3/l),
à 15 °C : 9,7 mg/l (6,9 cm^3/l),
à 20 °C : 8,9 mg/l (6,2 cm^3/l),
à 25 °C : 8,1 mg/l (5,8 cm^3/l),
à 30 °C : 7,5 mg/l (5,3 cm^3/l).



T. Sacco

▶ *Chez les animaux des Andes, tel ce lama, le sang est capable de contenir, à pression égale d'oxygène, une quantité de ce dernier supérieure de 10 % à 15 % à celle de l'homme.*

Si la teneur en sels croît, elle diminue la teneur en oxygène : pour l'eau de mer, qui contient environ 35 grammes de sel par litre, la teneur en oxygène ne représente que 80 % de celle de l'eau douce aux mêmes conditions de température et de pression.

L'oxygène de l'eau se renouvelle par diffusion avec l'oxygène de l'air. Les divers mouvements de l'eau, dont les vagues, favorisent cet échange : ils régissent surtout la teneur en oxygène dans les couches superficielles. Plus en profondeur, l'équilibre dépend beaucoup plus de l'activité des êtres vivants : d'une part, celle des végétaux verts chlorophylliens, qui dans la journée libèrent de l'oxygène, d'autre part, celle de l'ensemble des êtres vivants utilisant l'oxygène pour leur respiration. La consommation d'oxygène par les Bactéries décomposant la matière organique est notamment un bon indice de l'activité biologique régnant dans une eau; celle-ci permettant d'éviter de façon naturelle la pollution par des matières organiques. On mesure cette activité par la D.B.O., « demande biologique en oxygène », qui correspond à la quantité d'oxygène consommée par les Bactéries aérobies pour des conditions précises (un volume d'eau de 1 litre, maintenu à une température de 5 °C pendant 5 jours). L'intervention des différents facteurs cités dans le renouvellement et la consommation de l'oxygène induit généralement un gradient selon la profondeur.

Dans un lac, on peut ainsi distinguer dans la partie superficielle une *zone trophogénique,* séparée de la *zone sous-jacente,* dite *tropholytique* (Reid, 1961), par un *niveau de compensation;* au-dessus de ce niveau, il y a production d'oxygène par les plantes vertes, et l'oxygène est en excès; en dessous de ce niveau, la photosynthèse peut encore se dérouler, mais la production d'oxygène par les plantes est inférieure à leur consommation. De même, en milieu marin, en partant de la surface on observe un gradient décroissant jusqu'à une certaine valeur (50 % de saturation environ, vers 800 m dans l'Atlantique Nord à latitude assez basse); puis la teneur en oxygène croît à nouveau, légèrement en profondeur.

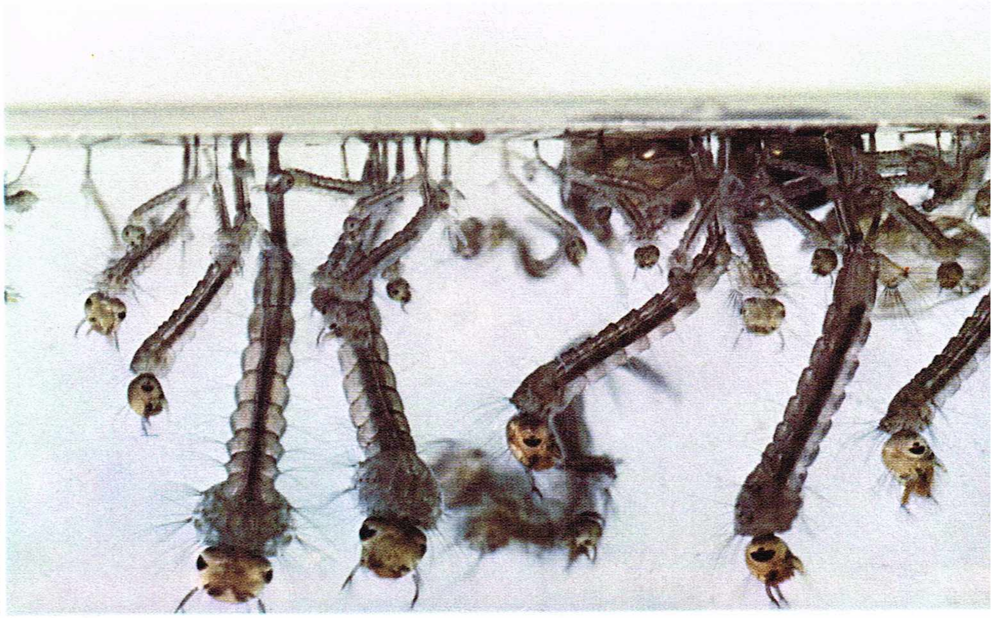
En plus des variations spatiales selon la profondeur ou l'emplacement, la teneur en oxygène est soumise en un point donné à des variations dans le temps. Ces variations journalières sont directement liées à l'activité photosynthétique, qui, elle-même, dépend de l'intensité lumineuse. De même, les variations saisonnières sont induites par l'effet combiné de la production d'oxygène par les végétaux verts et de sa dissolution plus ou moins grande sous l'effet de la température : par exemple, dans un lac, après une phase printanière où l'eau est riche en oxygène, il y a un appauvrissement en été à cause de la chaleur, puis une amélioration de la teneur en oxygène avec les températures plus basses. Dans les lagunes saumâtres, la variation de salinité au cours de l'année, qui influence la dissolution de l'oxygène, est souvent un facteur supplémentaire de changement pour la teneur en oxygène : on observe un maximum en hiver, période au cours de laquelle les pluies diminuent la salinité et la température est la plus basse.

Les réactions des êtres vivants vis-à-vis des baisses du taux d'oxygène sont diverses : il peut y avoir des déplacements de certains organismes ou l'apparition de formes de résistance, comme dans tous les cas d'évitement d'un facteur défavorable.

Le rôle le plus important dans les régulations est dû aux procédés permettant une meilleure circulation de l'eau au niveau des organes respiratoires d'une part, aux capacités de fixation de l'oxygène par les divers pigments respiratoires d'autre part.

— Chez les animaux fixés (moules, ascidies, Éponges), des courants peuvent être créés par des cils, ou organes vibratiles, par des mouvements d'appendices, par des contractions rythmiques de cavités, ou encore par la combinaison de deux ou plusieurs de ces procédés. Quelques espèces aquatiques échappent par des prélèvements d'air à la contrainte du taux de l'oxygène du milieu; on peut distinguer ceux qui reviennent en surface faire une provision, comme les punaises d'eau, le dytique, l'argyronète, les limnées, les planorbes, la nèpe, etc., de ceux qui restent en contact par un tube au niveau de la surface, comme la larve des moustiques.

— En ce qui concerne les pigments respiratoires, les Vertébrés sont toujours pourvus d'*hémoglobine;* chez les Invertébrés, on rencontre d'autres pigments : l'*érythrocruorine,* la *chlorocruorine,* l'*émérythrine* et l'*hémocyanine* (Crustacés, Mollusques), qui, chez certaines espèces de milieux faiblement oxygénés, jouent un rôle fixateur d'oxygène pour des taux très faibles. Chez les larves de Chironomides (Diptères), par exemple, la concentration du pigment respiratoire, qui est une hémoglobine, est en moyenne égale à 15 % seulement de celle observée chez l'homme; mais l'hémoglobine de ces Insectes a une affinité très élevée pour l'oxygène, ce qui lui permet d'atteindre une saturation en oxygène de 50 % pour une pression de ce gaz de 0,6 mm de mercure seulement, alors que chez l'homme un tel résultat n'est atteint que pour une pression de 27 mm de mercure.



P. Ross - Jacana

▲ ***Quelques espèces aquatiques échappent par des prélèvements d'air à la contrainte du taux d'oxygène du milieu; ainsi les larves du moustique* (Anopheles maculipennis) *restent en contact avec l'air par un tube au niveau de la surface de l'eau.***

Le gaz carbonique

— Le gaz carbonique est en très petite proportion *dans l'atmosphère :* il en représente 0,030 %, soit environ 700 fois moins que l'oxygène. Ses variations sont liées aux échanges respiratoires et photosynthétiques des êtres vivants; on en observe une diminution dans la soirée, et un maximum à la fin de la nuit. Au cours de l'année, sous nos climats, son taux a tendance à s'élever en hiver, surtout dans les villes et les zones industrielles du fait de l'utilisation de combustibles fossiles (fuels, charbons) ou actuels (bois). Le gaz carbonique joue le rôle trophique essentiel dans la formation de la matière organique au niveau de la productivité primaire. L'étude globale en est faite au niveau de son cycle biogéochimique.

— *Dans les espaces gazeux du sol,* la respiration des racines et l'activité bactérienne tendent à accroître son taux en profondeur, corrélativement à l'appauvrissement en oxygène.

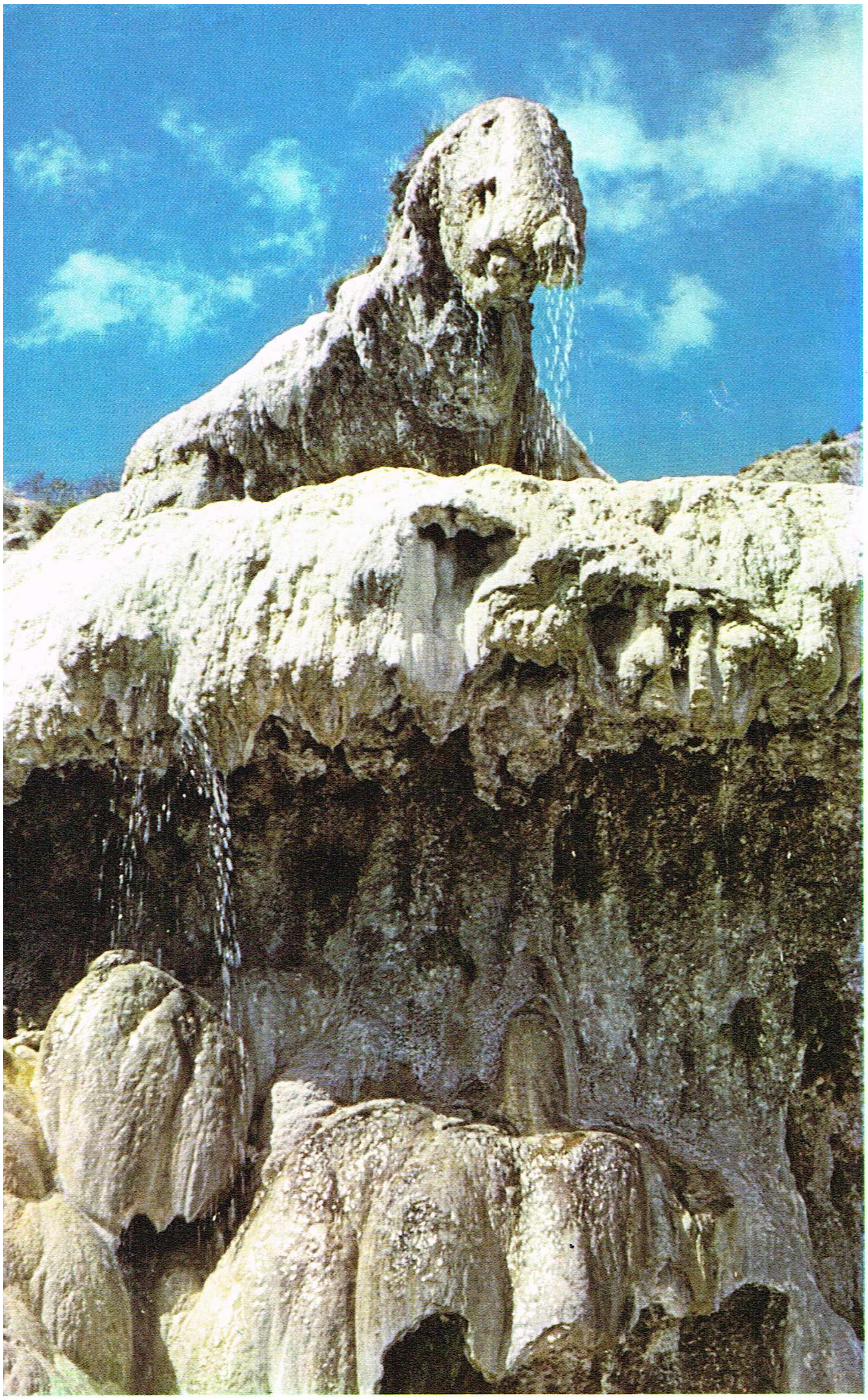
— *Dans l'eau,* la concentration du gaz carbonique reste faible, bien qu'il y soit beaucoup plus soluble que l'oxygène. Dans l'eau pure, le taux est de 0,2 ml/l à 24 °C, et de 0,5 ml à 0 °C car la teneur s'accroît avec la diminution de température. En présence d'une solution saline assez concentrée, la teneur s'élève beaucoup, comme dans le cas de l'eau de mer (35 g de sels par litre), où elle atteint 50 ml par litre. Cette propriété est à relier au rôle important de réservoir de gaz carbonique joué par les océans dans le cycle biogéochimique du carbone. A l'état dissous dans l'eau, le gaz carbonique est presque entièrement sous forme d'ion carbonate CO_3^{--} ou bicarbonate HCO_3^-; l'équilibre avec l'ion calcium Ca^{++} notamment :

$$CaCO_3 + H_2CO_3 \rightleftarrows Ca(HCO_3)_2,$$

ainsi que la formation d'acide carbonique :

$$H_2O + CO_2 \rightleftarrows H_2CO_3$$

sont les réactions fondamentales commandant la teneur en gaz carbonique de l'eau et, en grande partie, son acidité et son alcalinité; elles interviennent dans la formation des squelettes calcaires (coquilles de Mollusques, coraux, Algues calcaires...), le dépôt de calcaire



C. Souchon

▲ ***La fontaine de Réotier, près de Montdauphin (Hautes-Alpes) ; le calcaire dissous dans l'eau grâce à la présence de gaz carbonique est précipité sous forme de sécrétions lorsque l'activité des végétaux verts (Mousses surtout), absorbant du gaz carbonique, déplace l'équilibre de la réaction chimique.***

par précipitation ainsi que, à l'inverse, dans la solubilisation de calcaires déjà formés.

Comme ces équilibres sont réversibles, ils sont déplacés, non seulement sous l'action directe des facteurs chimiques et physiques, tels que la teneur dans les différents ions et la température, mais aussi par le résultat de l'activité photosynthétique et respiratoire des êtres vivants. Cela influence fortement les variations du taux de CO_2 dans l'eau. Celles-ci, journalières ou saisonnières, sont sensiblement inverses de celles de l'oxygène.

Les éléments minéraux

Les éléments minéraux sont présents dans les eaux et dans la solution du sol, sous la forme de sels plus ou moins fortement dissociés en ions. La concentration totale en sels dans les eaux varie de concentrations inférieures à 1 g/l pour les eaux douces à 35 g/l pour l'eau de mer, mais peut dépasser 200 g/l (dans la mer Morte).

La concentration en sels de la solution du sol est plus difficile à chiffrer, car elle dépend de la quantité d'eau présente, elle-même variable selon les pluies, l'évaporation, etc. Toutefois on peut séparer nettement des autres sols les sols salés des zones littorales, de certaines régions arides, des endroits où affleurent des gisements salifères fossiles, dans lesquels les concentrations élevées déterminent la présence d'une végétation particulière.

De plus, les équilibres existant entre la concentration des différents ions minéraux et celle de l'ion H^+ qui détermine le pH influencent les valeurs de ce dernier.

Le taux des divers éléments minéraux, le pH dans une eau ou dans un sol sont des facteurs déterminants pour la localisation des différentes espèces ; celles-ci sont plus ou moins adaptées, plus ou moins tolérantes à la présence de différentes substances et à leurs variations de teneur dans le milieu. Généralement, vis-à-vis de la salinité les organismes sont *sténohalins*, c'est-à-dire que leur amplitude de tolérance est réduite : certains organismes sont strictement marins, d'autres uniquement d'eau douce. Quelques espèces d'estuaire, dites *euryhalines*, sont capables de supporter des variations plus grandes, et les exigences peuvent varier au cours de la vie d'un même individu (comme chez l'anguille, les saumons, l'esturgeon, etc.). Pour les plantes, on observe de même divers degrés de tolérance.

Le pH traduit l'acidité ou la basicité d'une eau ou d'un sol. Dans une solution il existe un équilibre entre la quantité d'ion H^+ hydrogène et celle de l'ion OH^- oxhydrile, l'augmentation de la concentration de l'un entraînant la diminution de la concentration de l'autre et réciproquement. La concentration totale exprimée en ions-grammes par litre est toujours de 10^{-14} à 21 °C. Si la solution est neutre, les deux concentrations sont égales ; celle de (H^+) est donc de 10^{-7} ; le pH est alors de 7. Pour des concentrations plus fortes de H^+, de 10^{-1} à 10^{-7}, le pH est acide et varie de 1 à 7. De 7 à 14, le pH est dit basique.

La présence des ions calcium, sodium, potassium, etc., provoque une réaction alcaline du sol ou de l'eau. Le pH est, au contraire, rendu acide par la présence de silice, d'acides humiques ou de gaz carbonique dissous. Pour les sols, on distingue les sols fortement acides (pH de 3 à 5), les sols moyennement acides (pH de 5 à 6,7), les sols neutres (pH proche de 7) et les sols basiques (pH de 7,5 à 8). Seuls les sols salés peuvent atteindre des valeurs plus élevées, de l'ordre de 9,5. La présence de l'ion Ca^{++}, et aussi d'autres ions basiques Mg^{++}, K^+, Na^+, qui sont susceptibles, tout comme l'ion H^+, de se fixer sur les colloïdes argileux ou humiques du sol, détermine aussi le pH du sol. Ainsi, les sols calcaires sont généralement basiques, les sols siliceux ou riches en matières humiques acides. Le pH du sol dépend des facteurs intervenant dans la formation et l'évolution du sol : composition du substrat, climat, action de la couverture végétale et des êtres vivants... Réciproquement, le pH commande aussi en partie diverses propriétés du sol, comme sa structure, sa possibilité de rétention de l'eau, etc.

Les exigences des espèces vis-à-vis du pH sont diverses : certaines sont tolérantes, d'autres strictes ; on distingue les *acidiphiles* et les *basophiles*. Beaucoup de plantes cultivées exigent un pH moyen ; quelques-unes, comme le seigle et le sarrazin qui vivent sur les « sols pauvres acides », sont acidiphiles.

Le pH de l'eau douce est également variable selon l'apport venant du lessivage des sols et selon l'activité des organismes : les peuplements végétal et animal des eaux acides et ceux des eaux basiques sont différents, les eaux légèrement alcalines étant souvent plus riches en espèces. Dans l'eau de mer, le pH est toujours proche de 8 et les variations faibles, car le milieu est très tamponné par la salinité assez forte.

Parmi les éléments minéraux, le *calcium* joue un rôle important dans la répartition des plantes terrestres : les botanistes séparent depuis longtemps les plantes *calcicoles* des *calcifuges*. On connaît bien le cas d'espèces très voisines dont l'une est calcicole et l'autre calcifuge, par exemple, *Gentiana clusii* des pelouses alpines calcaires et *Gentiana kochiana* poussant sur la silice ; on parle alors de *vicariance édaphique*, c'est-à-dire liée au sol. Des formes physiologiques, ou *écotypes*, à exigences différentes pour le calcium se rencontrent à l'intérieur d'une même espèce, comme la fétuque ovine.



C. Souchon

Pour une même espèce, l'exigence n'est pas forcément identique sur toute son aire de répartition : ainsi, le chêne pubescent est, dans le nord de son aire, strictement calcicole, alors qu'il croît indifféremment sur le calcaire ou sur la silice dans le Midi méditerranéen. Assez proche du calcium, mais moins abondant dans la nature, le magnésium, présent dans les calcaires dolomitiques par exemple, détermine la présence d'une flore particulière.

Les facteurs chimiques importants, capables d'influencer la production végétale et animale, sont surtout les sels minéraux azotés (nitrates), le potassium, le phosphore ainsi que des éléments qui interviennent à des doses très faibles (les *oligo-éléments*) et dont la carence peut provoquer des troubles de la croissance ou des maladies. Ce sont : le fer, le manganèse, le zinc, le cuivre, le bore, le molybdène, le chlore, etc.

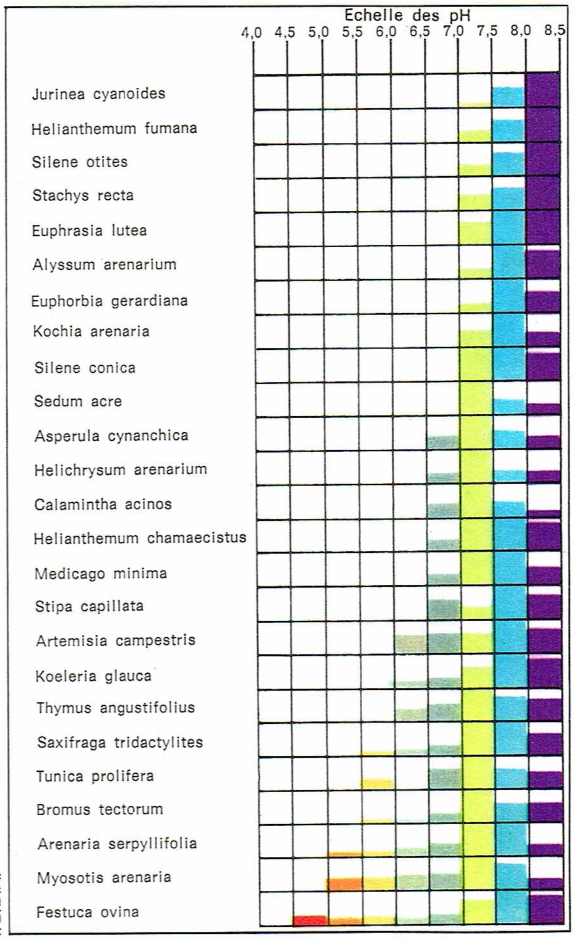
L'*azote,* qui entre dans la constitution de la matière organique pour les protéines, a un cycle lié à l'azote de l'atmosphère; c'est cependant essentiellement la forme nitrate qui est utilisable par les plantes. Pour la fixation de l'azote atmosphérique, il convient de noter le rôle des Bactéries symbiotiques présentes dans les nodosités des Légumineuses. Les nitrates proviennent de la transformation, sous l'action des Bactéries, des substances azotées contenues dans les excréments, les cadavres et les débris végétaux. Les lieux très riches en azote, comme les abords des villages, les « reposoirs » du bétail en montagne, ont une flore particulière : l'orme et l'ortie dominent en plaine et le chénopode Bon-Henri et la grande oseille des Alpes en montagne. Les rochers sur lesquels se juchent les Oiseaux reçoivent davantage de fientes et sont colonisés par des Lichens nitrophiles, qui sont pour la plupart de teinte jaune ou orangée.

Le *potassium* et le *phosphore* entrent, comme l'azote, dans la composition des engrais; ils sont très importants pour la nutrition minérale des végétaux. Les exigences pour le potassium sont différentes selon les plantes : par exemple, la betterave, la pomme de terre et le tabac ont des besoins élevés. Le phosphore intervient dans l'équilibre calcium-phosphore indispensable pour une bonne minéralisation des os; on a observé aussi que sa plus ou moins grande abondance dans un peuplement végétal peut influencer le nombre des individus d'une population animale s'en nourrissant : c'est le cas pour les lemmings.

Les *sols salés* supportent une végétation particulière, susceptible d'obtenir une alimentation suffisante, bien que cette alimentation s'opère à partir d'une solution du sol extrêmement concentrée. Les sols salés ne sont pas tous de même origine. En bord de mer les vases ou les sables sont salés du fait de l'imprégnation par l'eau de mer : le chlorure de sodium est donc dominant; dans le cas où les sels proviennent du lessivage de dépôts fossiles, le chlorure de potassium, le sulfate de calcium (gypse) ou le sulfate de magnésium ont parfois une teneur plus importante. Une intense évaporation accroît la salinité des marais salés littoraux; dans les zones arides, c'est à partir du lessivage des sols que la solution du sol dépose du sel sous forme de croûte, comme c'est le cas dans les chotts d'Afrique du Nord. Dans ces régions, l'irrigation, qui peut sembler une panacée pour accroître les productions agricoles, doit être conduite avec beaucoup de précautions pour éviter la formation de tels sols salés.

On nomme *halophytes* les plantes susceptibles de vivre en terrain salé. Certaines plantes ayant une croissance et un rendement meilleur en terrain non salé peuvent cependant supporter un peu de sel : c'est le cas de la betterave, de l'orge, du palmier-dattier. D'autres, comme les salicornes des vases salées, ne se rencontrent que dans ce type d'habitat; on observe une véritable zonation de la végétation en bord de mer, pour des

▲ ***Les lieux très riches en azote ont une flore particulière : la grande oseille des Alpes est caractéristique en montagne des abords des bergeries et des « reposoirs » du bétail.***



I.G.D.A.

◀ ***Représentation graphique du comportement de diverses espèces végétales vis-à-vis des différents pH du sol : les dix premières (fortement basophiles) ne poussent pas sur les sols dont le pH est inférieur à 7; les autres se montrent plus tolérantes, notamment*** **Festuca ovina** ***qui s'accommode de pH variant de 4,5 à 8,5.***

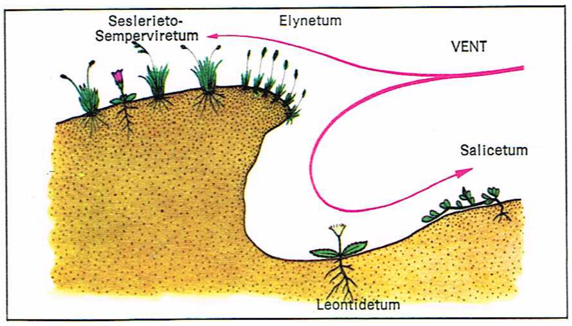


T. Sacco

alpines, ainsi très appliquées au sol, favorisent la résistance au vent.

En ce qui concerne les animaux, ils restent au niveau du sol dans les zones de vents très violents ; dans certaines îles, il n'y a pas chez les Insectes d'espèces ailées.

Le transport par le vent du pollen, des semences, de fragments de Mousses ou de Lichens, d'animaux de petite taille (des Insectes surtout, parfois même des petites grenouilles) est un des facteurs de dissémination des espèces. La morphologie des éléments transportés facilite souvent leur transport par le vent : c'est le cas des expansions ailées ou des poils légers sur les semences, des ballonnets de grains de pollen de certains Conifères...



I.G.D.A.

▲ *A gauche, le port en coussinet de certaines plantes, comme ce* Silene acaulis, *favorise la résistance au vent. A droite, représentation schématique de l'effet abrasif du vent (la direction du vent est donnée par les flèches) sur le sol et sur la régénération de la végétation. Divers groupements sont ainsi différenciés dans l'exemple choisi (terrains calcaires de hautes montagnes).*

vases salées par exemple, qui montre que la variation du taux de salinité entraîne une différence de composition floristique de la végétation. Des expériences de P. Binet ont mis en évidence des différences de production de matière pour quelques espèces de ces vases.

Sur le plan morphologique, beaucoup de plantes de lieux salés sont succulentes et semblables aux plantes grasses des endroits secs. Elles présentent en outre un certain nombre de particularités physiologiques, comme la possibilité d'accumuler des sels dans leurs tissus, de réduire l'absorption de ces sels au niveau de leurs racines, ou encore de les excréter par des glandes épidermiques spéciales. En outre, certaines transpirent peu, mais ce n'est là le cas général que lorsque le climat et le sol sont secs.

Les facteurs mécaniques

Souvent sous la dépendance initiale des facteurs climatiques, certains mouvements de l'air (le vent), de l'eau (les courants, les vagues), de la neige et du substrat (l'érosion, les glissements) ont une action directe très importante sur les organismes.

Le vent agit tout d'abord en accroissant l'évaporation, donc la sécheresse ; il peut aussi, s'il est fréquent et fort, exercer une action morphologique sur les végétaux, en provoquant la destruction des jeunes rameaux et en empêchant ou en orientant la croissance : certains arbres, dits « arbres en drapeau », situés en bord de mer ou près des crêtes en montagne, sont ainsi sans branches du côté du vent dominant. Les broussailles en bord de mer forment une sorte de barrière s'élevant lentement au fur et à mesure qu'elles s'éloignent du bord et assurant pour les arbres de l'intérieur une protection contre les vents, parfois chargés de sels.

Par l'enlèvement des particules fines du sol, le vent participe à l'érosion superficielle et aux phénomènes de transport et de dépôts, particulièrement marqués en zone sableuse (formations des dunes par exemple). Il peut y avoir déchaussement des parties souterraines des plantes et même arrachement total de la végétation : on utilise certains végétaux à système radical se développant rapidement et sur de grandes distances, comme l'oyat, pour fixer les dunes.

L'effet abrasif du vent chargé de sable ou de cristaux de neige peut limiter la croissance : ainsi, la hauteur de la végétation dans la toundra est commandée par celle de la couche de neige protectrice au-dessus de laquelle un vent violent en hiver décime toute pousse qui dépasse. La limitation de la présence des arbres au fur et à mesure qu'on s'élève en montagne est déterminée surtout par la force du vent ; il en est de même pour certaines îles dépourvues de toute végétation ligneuse. Le port en coussinet ou les tiges rampantes de certaines plantes

Facteurs biotiques

Nous traiterons dans ce chapitre des différents types de relations entre les êtres vivants.

Les êtres vivants exercent les uns sur les autres des actions. Celles-ci peuvent être indirectes et modifier les facteurs initiaux du milieu (par exemple, un arbre faisant de l'ombre) ; dans ces cas, les êtres vivants changent les conditions dans lesquelles vivent d'autres organismes. Mais il existe aussi des actions directes, constituant un ensemble de véritables facteurs liés aux êtres vivants ; ils sont appelés des *facteurs biotiques*. Les *actions réciproques*, ou *interactions*, ou encore *coactions*, peuvent avoir des intensités différentes selon les cas ; on peut mesurer leurs conséquences en considérant la survie, la croissance ou la prospérité des organismes confrontés. Un tableau classique (page ci-contre, en haut) résume les différentes possibilités (Lemée, 1967).

La nature des interactions n'est d'ailleurs pas toujours nettement déterminée et, en outre, il peut être assez difficile de juger de leurs effets réels. Il convient de noter aussi que certains types d'interactions désignent nécessairement des relations entre individus d'espèces différentes *(réactions hétérotypiques* ou *interspécifiques)* : c'est le cas de la prédation, du parasitisme, de la symbiose et du commensalisme. D'autres termes s'appliquent à des interactions possibles entre individus de la même espèce *(réactions homotypiques* ou *intraspécifiques)*, mais qui se manifestent aussi entre espèces différentes : c'est le cas, notamment, de la compétition. Enfin, d'autres réactions sont plus particulièrement intraspécifiques. Ce sont tout d'abord celles qui sont liées aux caractères fondamentaux de l'espèce, commandant sa démographie : ces aspects seront abordés dans la partie consacrée à la dynamique des populations, ou démo-écologie. Parmi les autres réactions homotypiques, il faut signaler l'effet de groupe et l'effet de masse.

Effet de groupe et effet de masse

L'*effet de groupe*, terme proposé par Chauvin et Grassé en 1944, a été décrit chez de nombreuses espèces d'Insectes et chez quelques Vertébrés. Il comprend l'ensemble des modifications qui interviennent dans les comportements et la vitesse de croissance des individus, dans l'accroissement de la population, etc., à partir du moment où les individus ne sont pas isolés. On a montré notamment que, pour des effectifs en dessous d'une certaine limite, la reproduction et la survie deviennent impossibles : c'est le cas, par exemple, pour les rennes lorsque leurs troupeaux sont inférieurs à 350 individus environ, pour les éléphants si le groupe compte moins de 25 têtes et pour le cormoran du Pérou, qui doit former de grosses colonies de l'ordre de 10 000 individus.

Chez beaucoup d'Insectes, le passage d'une phase de vie solitaire à une phase de groupe, dite grégaire, s'accompagne de changements des comportements, de la fécondité, etc., en partie sous la dépendance de phénomènes hormonaux, eux-mêmes déclenchés par des stimuli réciproques entre individus. En outre, on assiste chez certaines espèces à des modifications de forme et de couleurs, particulièrement spectaculaires chez le criquet migrateur.

L'effet de groupe correspond à des phénomènes considérés comme favorables à l'ensemble de la population : on peut donc l'inclure dans les interactions de type coopération.

L'*effet de masse* désigne, au contraire, les effets liés au surpeuplement ; il entre dans le cadre de la compétition intraspécifique. Il peut se traduire par une diminution de la fécondité (chez *Tribolium* par exemple), par un cannibalisme à l'égard des œufs ou des jeunes. Les causes sont, le plus souvent, la limitation de la quantité de nourriture disponible ou encore le manque de sites de ponte favorables. L'effet de masse assure donc une régulation de la population en fonction d'un milieu.

On comprend toute l'importance de l'abondance des individus par rapport à l'espace occupé, c'est-à-dire de la densité des organismes. L'intensité des conséquences des interactions est fortement dépendante de la densité, lorsqu'il y a compétition.

Types de coactions entre espèces différentes

Types de coactions	Espèces réunies		Espèces séparées	
	Espèce A	Espèce B	Espèce A	Espèce B
Neutralisme	0	0	0	0
Compétition	−	−	0	0
Mutualisme	+	+	−	−
Coopération	+	+	0	0
Commensalisme (A commens. de B)	+	0	−	0
Amensalisme (A amensale de B)	−	0	0	0
Parasitisme (A parasite, B hôte)	+	−	−	0
Prédation (A prédateur, B proie)	+	−	−	0
Symbiose	+	+	−	−

0 : les espèces ne sont pas affectées dans leur développement.
+ : le développement de l'espèce est rendu possible ou amélioré.
− : le développement de l'espèce est réduit ou rendu impossible.

Richard Colin

▲ ***Tableau proposé par G. Lemée pour décrire les principaux cas de coactions entre espèces.***

Compétitions intraspécifique et interspécifique

La compétition est la concurrence s'exerçant entre plusieurs organismes lorsque la somme de leurs demandes en nourriture, en certains éléments minéraux du sol, en eau, en sources énergétiques, etc., est supérieure à ce qui est réellement disponible.

Compétition chez les végétaux

Pour les végétaux, essentiellement les végétaux supérieurs Phanérogames, de nombreux travaux ont été réalisés sur les effets de la compétition intra- et interspécifique ; les expériences les plus simples s'effectuent sur des individus de même âge appartenant à la même espèce. La façon dont l'espace est occupé, ce qui est traduit par la densité (nombre d'individus par unité de surface), affecte la croissance, la fécondité, et même la survie des individus.

En réalisant des cultures à des densités croissantes, on observe :

— au bout d'un temps donné, une réduction de poids par individu, réduction croissant avec la densité ;

— une apparition de cette réduction d'autant plus précoce que la densité est plus forte ;

— une production d'ensemble par unité de surface d'abord croissante avec la densité, puis atteignant une limite ;

— une diminution de la production de fleurs et de graines, et par conséquent de la fécondité, d'autant plus forte que la densité est plus élevée ;

— à fortes densités, un taux de mortalité plus élevé sur l'ensemble du peuplement ;

— des modifications morphologiques, telles que l'étiolement et la croissance en hauteur prédominante.

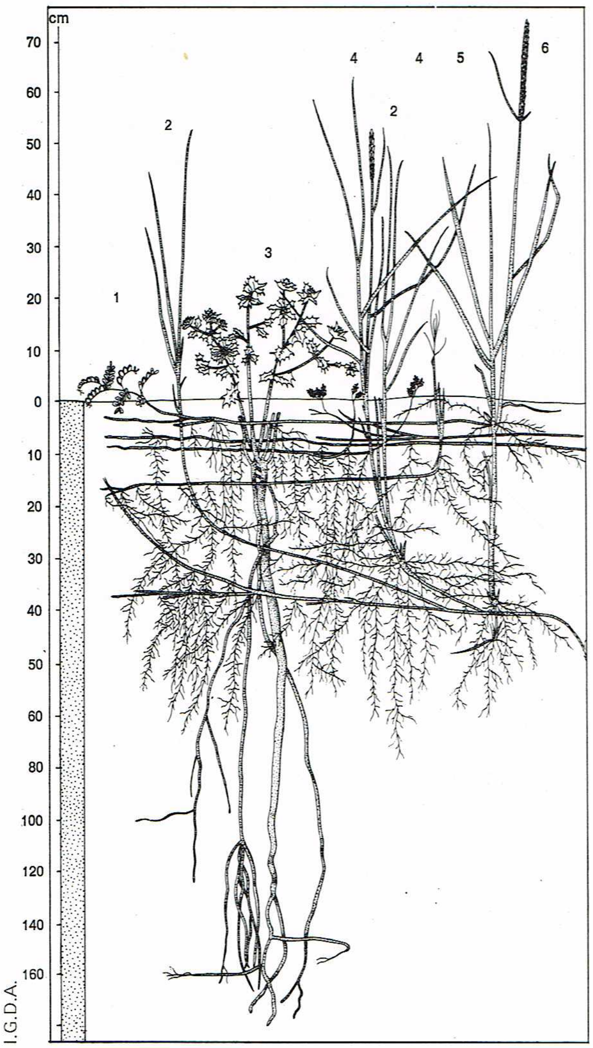
Les conséquences de ces résultats ont été appliquées depuis longtemps de façon empirique et plus récemment grâce à des essais agronomiques. Ainsi, pour une culture de céréales, s'il convient de choisir une densité de semis suffisante pour occuper au maximum le sol et obtenir la limite supérieure de production, il ne faudra pas atteindre une densité trop élevée, ce qui diminuerait le rendement en grains. De même, le forestier pourra volontairement serrer davantage les pieds d'une plantation de pins, de façon à favoriser un allongement des troncs et accélérer l'élagage naturel des branches basses, mais évitera une densité exagérée qui accroîtrait la mortalité, en partie à cause d'un étiolement trop important rendant les pieds fragiles.

▼ ***La modification morphologique telle que la croissance en hauteur prédominante peut être volontairement favorisée par un forestier dans une plantation serrée de Conifères.***



D. Delattre - Pitch

▶ *Coupe transversale schématique d'un sol montrant la disposition relative des systèmes radicaux dans l'association* **Elymo-Ammophiletum (*1,* Lathyrus maritimus; *2,* Ammophila arenaria; *3,* Eryngium maritimum; *4,* Honckenia peploides; *5,* Agropyron junceum; *6,* Elymus arenarius).** *La compétition pour l'espace, comme on le voit, s'exerce aussi dans le sol et entraîne une stratification des parties souterraines.*



Les phénomènes de compétition sont encore plus complexes lorsque celle-ci s'exerce entre espèces différentes. Pour les végétaux supérieurs, l'évolution des groupements est en partie commandée par de telles interactions, mais les relations sont si nombreuses que l'analyse en est très difficile; c'est pourquoi on a eu recours à des expériences pratiquement limitées à la confrontation entre deux espèces différentes. On a cherché à déterminer les caractères morphologiques et biologiques qui jouent le plus grand rôle dans la compétition, et, par ailleurs, les facteurs écologiques. La compétition se manifeste, soit globalement pour l'occupation de l'espace, soit pour l'utilisation d'une ressource particulière du milieu (énergie lumineuse, eau, sels minéraux, etc.).

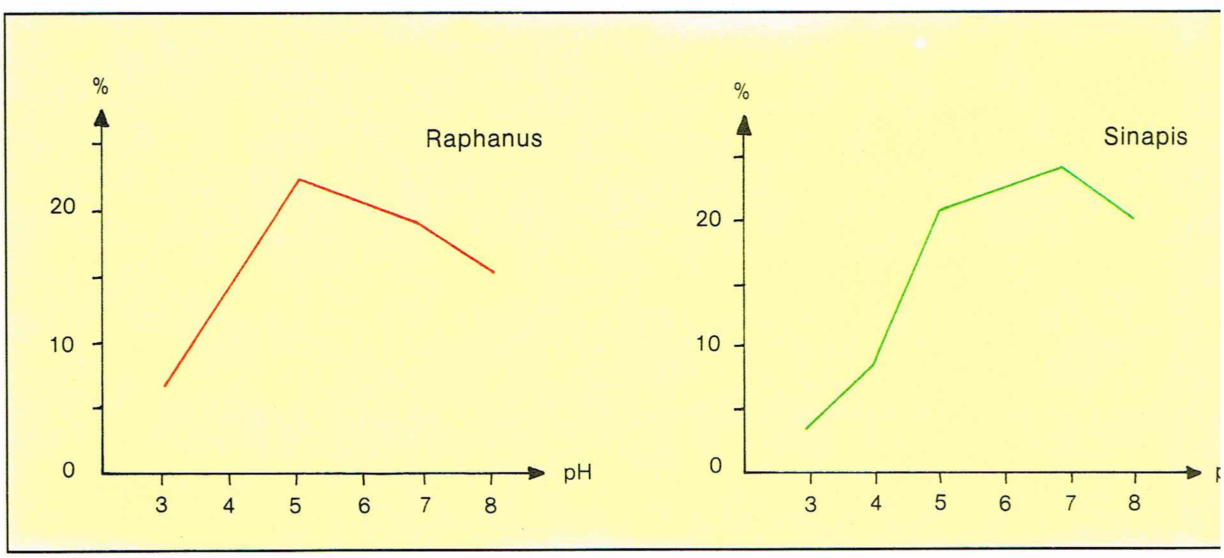
Les espèces à croissance rapide, à grande fertilité ou à moyens de multiplication végétative développés, à pouvoir de régénération élevé, à longue durée de vie, sont *a priori* mieux armées que celles qui ne possèdent pas ces caractères ou celles qui les possèdent en petit nombre. Cependant, même dans ce cas, l'espèce n'est pas toujours entièrement éliminée; elle peut contribuer aux premiers stades d'évolution (terrains dénudés, friches...). Par ailleurs, dans certains milieux, la périodicité saisonnière diminue par étalement dans le temps la compétition spatiale : ainsi, dans la chênaie-charmaie, un assez fort contingent de plantes printanières, comme les jacinthes, les ficaires, les arums, ont leur période de feuillaison et d'activité photosynthétique avant que se développent les Graminées forestières.

La compétition pour l'espace ne s'exerce pas seulement au niveau des parties visibles des plantes (essentiellement pour la lumière), mais aussi dans le sol (pour l'eau et les sels minéraux) entre les parties souterraines, qui présentent une stratification comparable à celle des parties aériennes.

La compétition pour la lumière se traduit par un défaut d'assimilation et de croissance des parties ombragées. Cela peut jouer entre des plantes de même espèce si elles sont d'âges différents; parmi des plantes d'espèces différentes cultivées ensemble, celles à feuilles larges et étalées, à possibilité de croissance rapide en hauteur, sont avantagées. De même, dans la compétition pour l'eau, un ensemble de racines bien développées dans toutes les dimensions s'avère plus efficace.

En ce qui concerne l'absorption des sels minéraux, notamment les engrais azotés, un cas bien étudié, mettant en présence un trèfle *Trifolium subterraneum* et une Graminée *Lolium rigidum,* fait ressortir l'importance de la teneur du sol en ces éléments. Lorsque l'azote est en très faible quantité, le trèfle domine, ce qui s'explique par le fait que les Légumineuses sont capables de fixer directement l'azote atmosphérique grâce aux Bactéries que renferment les nodosités de leurs racines. Au contraire, si l'apport azoté initial est suffisant, le développement de la Graminée est plus rapide; le trèfle est alors rapidement en partie ombragé et sa croissance diminuée. Cet exemple montre comment un des facteurs pour lequel il y a compétition initiale, ici l'azote, peut se trouver remplacé par un autre, en l'occurrence la lumière.

Le phénomène de compétition permet aussi d'expliquer certaines répartitions géographiques d'espèces. Un cas relativement simple peut être cité en exemple : sur les vases salées des côtes d'Europe de l'Ouest, deux espèces de Graminées du même genre, *Spartina stricta* et *Spartina townsendi,* sont susceptibles de se développer. On a observé que la seconde, qui est un hybride plus vigoureux, tend à se substituer peu à peu à *Spartina stricta* sur une partie importante de son aire.



▶ ***Représentation graphique de l'amplitude et de l'optimum, vis-à-vis du pH, pour deux espèces des friches*** **(Raphanus,** ***radis sauvage, et*** **Sinapis,** ***moutarde des champs)*** ***en culture pure et en mélange (d'après H. Ellenberg).***

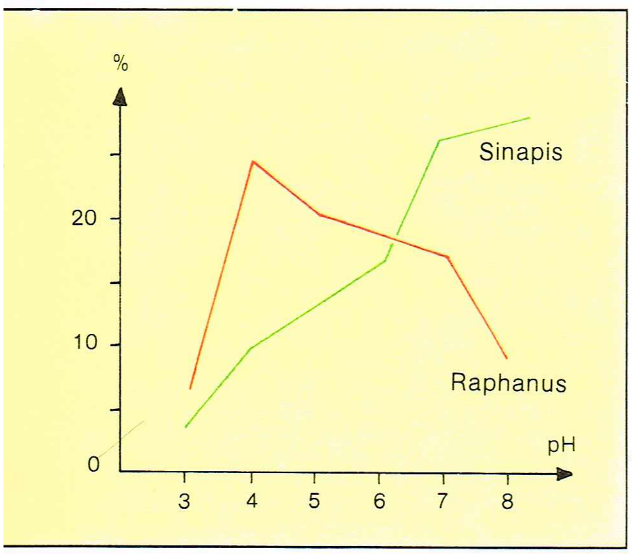
Le jeu de la compétition est fondamental pour régler la composition floristique des groupements végétaux et même leur structure. Un exemple assez simple illustre bien ce phénomène. Si l'on cultive de jeunes pins sylvestres sur des sols à différents pH, on constate que le maximum de croissance est atteint pour des pH moyens. Or, si l'on relève le pH des stations où croît le pin sylvestre, on note la plus grande fréquence à des pH soit faibles, soit forts. Cela est dû en partie au fait que les forestiers ont utilisé cette essence assez rustique pour peupler des terrains à conditions difficiles, notamment à des valeurs pH du sol extrêmes, mais aussi à ce que dans les groupements spontanés en plaine le pin tend à être éliminé, à travers le jeu de la compétition pour la lumière, par les feuillus, chênes et surtout hêtres (Cajander, 1923; Ellenberg, 1956).

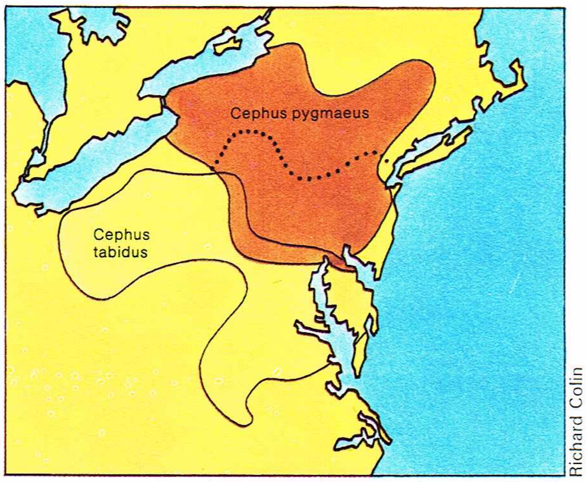
Chez les micro-organismes du sol, Bactéries et Champignons, une compétition existe aussi pour les différents types d'aliments disponibles. Ces phénomènes sont toutefois complexes et moins bien connus. Comme pour les végétaux supérieurs, la teneur en éléments minéraux peut orienter la composition des peuplements bactériens : ainsi, dans les sols à humus de type *mull calcique,* les Bactéries cellulolytiques se développent bien, alors que, pour un humus acide du type *mor,* la flore de Champignons est plus abondante.

Compétitions chez les animaux

Chez les animaux, l'effet de masse représente, nous l'avons vu, une forme de compétition lorsqu'il y a de fortes densités, mais la *compétition intraspécifique* s'exprime aussi par la constitution et la défense de territoires (chez de très nombreux Oiseaux, Mammifères et Poissons), qu'il s'agisse de territoires de chasse ou de zones de reproduction. Une compétition pour l'espace, similaire à celle des végétaux, se manifeste dans le cas des animaux à vie fixe, surtout les Invertébrés marins : moules, huîtres, balanes...

On peut observer aussi l'inhibition de développement à l'égard des générations plus jeunes : ainsi, des larves de hannetons âgés de 3 ans empêchent dans le sol le développement des larves de 1 ou 2 ans, ce qui expliquerait pourquoi les éclosions massives de hannetons n'ont lieu que tous les 3 ans. On peut aussi relier à l'effet de masse les phénomènes régulateurs qui interviennent lors de pullulations, telles que celles des lemmings ou des campagnols. Les lemmings (Rongeurs) deviennent certaines années extrêmement nombreux dans les landes nordiques; on en a observé des déplacements massifs, qui semblent liés à des effets physiologiques hormonaux par excitations réciproques des individus et qui conduisent à des suicides massifs en mer. Les années suivantes, les populations retrouvent un niveau plus bas, certainement aussi parce que les sources de nourriture détériorées lors de la pullulation ne se reconstituent pas immédiatement. Des faits comparables, bien que moins spectaculaires, ont été mis en évidence dans la campagne vendéenne pour le campagnol (Saint-Girons, 1960).





◀ ***Représentation cartographique de distribution mutuellement exclusive de deux espèces d'Insectes parasites des chaumes de blé :*** **Cephus tabidus** ***a été supplanté dans la partie nord de son aire (ligne en tirets) par*** **Cephus pygmaeus.** ***La compétition a dans ce cas une influence évidente sur la répartition géographique (d'après E. J. Udine).***

En ce qui concerne la *compétition interspécifique* chez les animaux, elle se manifeste principalement par la concurrence vis-à-vis des sources de nourriture : la compétition est d'autant plus forte que les comportements alimentaires ou, de façon plus générale, « les niches écologiques » sont plus proches. La compétition pour l'espace existe aussi entre les divers organismes fixés en milieu marin, surtout entre Invertébrés (ascidies, Éponges, Mollusques fixés...); elle s'exerce même avec des représentants du règne végétal (Algues).

Comme pour les plantes, l'évolution des biocénoses en général est affectée par les phénomènes de compétition. Des influences sur la répartition géographique sont parfois évidentes. C'est le cas, aux États-Unis, pour deux espèces d'Insectes du genre *Cephus,* parasites du blé : l'aire de l'espèce la plus méridionale a perdu dans le nord une partie de son aire géographique aux dépens de l'autre espèce, qui pond environ une semaine plus tôt et occupe les sites de ponte disponibles.

Relations antagonistes : actions chimiques, prédation et parasitisme

Lorsque deux organismes sont en compétition vis-à-vis d'une même source d'énergie, d'aliments ou d'une même portion d'espace, la compétition aboutit parfois à la disparition de l'un des deux individus.

Les relations de type antagoniste sont celles qui entraînent à plus ou moins long terme la disparition de l'un des deux organismes, seul celui qui domine en tirant bénéfice. C'est le cas, par exemple, lorsqu'une plante élimine par des sécrétions toxiques les germinations d'autres espèces, empêchant celles-ci d'atteindre un stade de croissance qui leur permettrait d'entrer en compétition avec la première; c'est le cas aussi lorsqu'un organisme sert de nourriture à un autre, soit qu'il y ait *prédation* avec disparition brutale, soit qu'il s'agisse de *parasitisme,* auquel cas des phases de troubles plus ou moins aigus précèdent généralement la mort.

Les actions dues à des composés chimiques sont appelées *antibiose,* surtout lorsqu'il s'agit des micro-organismes qui produisent des antibiotiques, ou *télétoxie,* terme plus général. Quelques cas illustrent bien de telles actions. Une substance produite par les parties aériennes des noyers *(Juglans regia* et *J. nigra),* la juglone, conduite au sol par l'eau de pluie, entrave le développement de certaines plantes sous les arbres, comme on a pu le constater pour des cultures de pommes de terre, de luzerne et de tomates; des expériences en ont apporté la preuve (Davis). Plus récemment, Deleuil a montré que certains buissons du maquis méditerranéen ont une action comparable : c'est le cas du romarin, dont les racines sécrètent des produits toxiques inhibant le développement des herbes annuelles.

Pour les micro-organismes, les substances antibiotiques produites par divers groupes (Bactéries, Champignons Actinomycètes) sont très nombreuses; beaucoup ont été isolées et leur spectre d'action vis-à-vis des différentes espèces est bien connu *in vitro.* Toutefois,

▶ *Exemple de parasitisme végétal : une Malvacée* (Hibiscus sp.) *est parasitée par un* Cuscuta gronovii *dont les tigelles, privées de feuilles et manquant de chlorophylle, s'enroulent autour de la plante hôte.*



T. Sacco

dans le sol, il semble que les actions s'exercent moins facilement ; nos connaissances sont encore assez faibles dans ce domaine.

Le prélèvement de nourriture par des organismes aux dépens d'autres êtres vivants entre dans le cadre de l'exploitation, sous ses deux formes principales : le parasitisme et la prédation. L'exploitation représente un facteur biotique important agissant initialement sur les populations exploitées et, ensuite, sur la croissance et l'importance des prédateurs et des parasites. La distinction entre ces deux catégories paraît aisée lorsque l'on oppose des prédateurs tels que les carnivores tirant et mangeant des proies, le plus souvent de taille inférieure à la leur, aux parasites définis comme des espèces prélevant de la nourriture à partir d'un hôte, soit en restant extérieurs à l'organisme parasité *(ectoparasites)*, soit en se développant dans les liquides intérieurs ou les tissus *(endoparasites)*. La taille des parasites par rapport à leur hôte est toujours très réduite : ce sont, parmi les végétaux, essentiellement des Bactéries ou des Champignons, et parmi les animaux, des Protozoaires, beaucoup d'Invertébrés (surtout des Insectes, des Vers) et quelques rares Vertébrés. Autre différence frappante avec les prédateurs : le parasite cause des dommages plus ou moins graves à l'hôte et ne provoque pas obligatoirement la mort de celui-ci, bien que cette dernière survienne souvent, à plus ou moins long terme. Cependant, certains cas, pourtant très importants car il s'agit d'un type de relations alimentaires très répandu, se placent difficilement au niveau de cette distinction parasites-prédateurs : ainsi, les herbivores, qui prélèvent une partie des végétaux (feuilles des herbes ou des arbres, racines...), ne sont pas des parasites car ils ne sont pas fixés à un hôte source de nourriture : il faut plutôt les considérer comme des prédateurs partiels.

Qu'il s'agisse de parasites ou de prédateurs, leur prospérité ainsi que leur croissance individuelle et au niveau des populations dépendent des organismes qu'ils exploitent. Une plus ou moins grande spécificité se manifeste dans les relations parasite-hôte ou prédateur-proie. On distingue à cet égard :

— des espèces *polyphages,* ou *euryphages,* qui ont des sources d'aliments variées, en fonction essentiellement des disponibilités saisonnières. A côté d'espèces omnivores typiques, comme l'ours brun, d'autres animaux sont souvent considérés à tort comme inféodés à un seul type de nourriture. Ainsi, le renard peut trouver pendant certaines saisons (été et automne) un apport très important de nourriture à partir de fruits ; une atteinte à l'une de ses sources de nourriture (diminution de la quantité de lapins, provoquée par la myxomatose) entraîne une consommation accrue à partir d'autres sources encore disponibles ;

— des espèces *oligophages,* pour lesquelles la prise de nourriture se fait à partir d'un petit nombre d'espèces, et même *monophages,* ou *sténophages,* qui ont un régime alimentaire constitué par une seule espèce. Les monophages s'observent chez les prédateurs, tel ce milan vivant dans les marais de Floride qui ne consomme qu'une seule espèce d'escargot *(Pomatia caliginosa) ;* cependant, c'est surtout chez les parasites que se manifeste une si étroite spécificité. Dans le cas de cycles parasitaires, il y a fréquemment pour chaque stade biologique du parasite (Protozoaires, Vers Trématodes et Cestodes) un hôte spécifique.

La dépendance du prédateur ou du parasite vis-à-vis de la proie ou de l'hôte s'exprime par de nombreuses adaptations. Il est évident que l'organisme qui exploite doit pouvoir repérer sa source alimentaire, posséder les enzymes qui lui permettent d'utiliser la nourriture prélevée, etc. Dans certains cas, l'adéquation apparaît même au niveau d'une parfaite correspondance entre les phases biologiques des parasites et de l'hôte : ainsi, *Anthonomus,* le charançon du pommier, ne pond dans les bourgeons à fleur de cet arbre que lorsque ceux-ci

▼ *Pelouse calcaire du Doubs inhibée par les sécrétions de l'épervière piloselle* (Hieracium pilosella) *qui a évincé ses concurrentes et subsiste seule ici.*



C. Nardin - Jacana



B. Coleman - N. Myers

▲ *Un hippopotame, portant sur son dos un Oiseau qui le débarrasse des Insectes parasites : c'est un exemple de* phorésie; *le commensal est lié à son hôte qu'il utilise comme moyen de transport.*

sont à un stade de développement très précis. Les quelques larves issues d'œufs, en très petit nombre d'ailleurs, pondus avec un peu de retard par rapport à ce stade ne trouvent pas par la suite de conditions favorables à leur développement.

Plus généralement, lorsque l'on étudie l'évolution de l'importance des populations des espèces exploitantes par rapport à celles qui sont exploitées, on observe des fluctuations concomitantes qui illustrent bien les interrelations existant au niveau des phénomènes de prédation ou de parasitisme. Au cours de l'histoire évolutive, même récente, des réajustements adaptifs ont pu se réaliser. C'est le cas pour les plantes cultivées; leurs Insectes prédateurs sont dans leur grande majorité issus de formes vivant initialement sur des plantes voisines sur le plan systématique et biochimique.

Commensalisme et mutualisme

Dans les cas de commensalisme et de mutualisme, il y a rapprochement des organismes d'espèces différentes. Le commensalisme est caractérisé par le fait qu'un seul des deux partenaires est bénéficiaire : il trouve un abri ou une source de nourriture liée à un hôte qui, lui, ne retire apparemment ni avantage ni désagrément du rapprochement. Il y a mutualisme si, au contraire, l'association entraîne des bénéfices réciproques. En réalité, il n'est pas toujours facile d'établir la limite entre ces deux catégories.

Le commensalisme s'observe dans de très nombreux cas. Les épiphytes, qu'il s'agisse de plantes supérieures (Broméliacées), de Mousses, de Lichens ou d'Algues, qui peuplent les branches et les troncs des arbres, sont des commensaux permanents. La composition et l'abondance de la flore épiphytique dépendent :

— de la nature des écorces, les écorces lisses ou s'exfoliant étant très faiblement colonisées par rapport à celles qui sont rugueuses et permanentes;

— des conditions microclimatiques liées à l'arbre porteur, mais aussi à l'ensemble du groupement, s'il s'agit par exemple d'une forêt; si l'arbre est isolé, les actions du vent accroissant l'évaporation et apportant diverses poussières minérales sont déterminantes.

L'étude de la flore lichénique des arbres autour des agglomérations permet de déterminer le degré de pollution de l'air.

Chez les animaux, parmi les espèces commensales on peut citer celles qui peuplent les terriers des Mammifères, les nids d'Oiseaux ou les constructions des Insectes sociaux (abeilles et bourdons, termites, fourmis, etc.). Ce sont des petits Invertébrés, surtout des Insectes, qui recherchent dans de tels gîtes un microclimat particulier (température plus forte et plus régulière, taux d'humidité plus constant). Ils se nourrissent souvent soit à partir des débris de nourriture de l'hôte, soit à partir de ses excréments.

Les commensaux peuvent être très nombreux; on en a compté cent dix espèces pour les seuls Coléoptères dans les terriers de la marmotte des Alpes. Les petits animaux inféodés aux maisons, comme le lépisme (« poisson d'argent »), l'araignée tégénaire, la mouche domestique, la souris, peuvent être considérés comme des commensaux de l'homme. Dans certains cas, le commensal est lié à son hôte, qu'il utilise comme moyen de transport *(phorésie)* : ainsi les géotrupes, ou bousiers, qui fréquentent les bouses des grands Mammifères, portent presque toujours de nombreux petits Acariens au niveau des articulations de leur face ventrale. D'autres animaux sont contenus dans l'organisme qui les héberge : il est plus difficile d'admettre qu'il s'agit là de simples commensaux. Si tel est sûrement le cas du petit crabe *Pinotheres pisum* vivant à l'intérieur de la coquille des moules, sous le manteau, il est probable qu'une partie de la flore bactérienne de l'intestin des grands animaux, considérée parfois comme « neutre », n'est pas tout à fait sans

▼ *Le commensalisme est, en général, caractérisé par le fait qu'un seul des deux partenaires est bénéficiaire; ici une Fougère* (Polypodium sp.) *colonisant un tronc d'arbre dans une forêt tahitienne.*



T. Sacco



Bos - Jacana

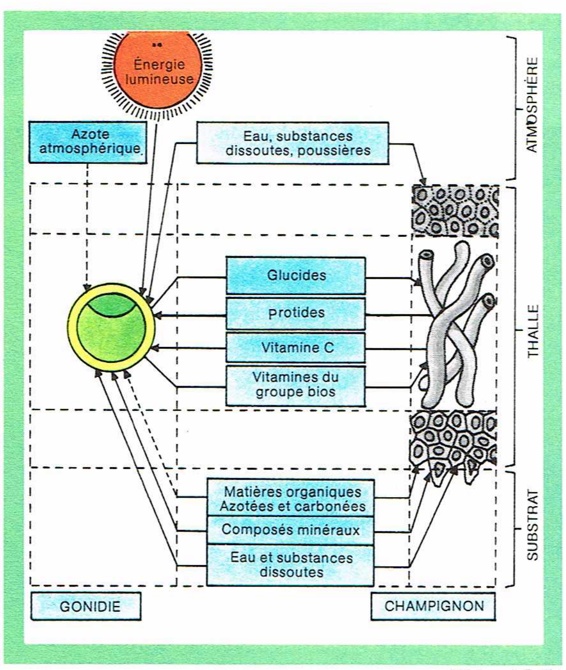
▲ *Dans l'homochromie, l'animal possède ou prend, à certaines saisons, une couleur qui lui permet de se fondre avec le substrat (ici, un lièvre blanc dans la neige), et d'échapper à d'éventuels prédateurs.*

action sur son hôte. De même, le bénéfice réciproque n'est pas toujours évident. Cependant, quelques cas particuliers sont bien démontrés : l'un des plus spectaculaires est peut-être celui de l'association de certains Crustacés Décapodes, crabes ou pagures avec diverses actinies ou anémones de mer. Citons deux exemples très classiques : celui de l'association entre un pagure, ou bernard-l'ermite *(Eupagurus bernadus)*, et une anémone de mer *(Sagartia parasitica)*, la seconde étant fixée sur la coquille qu'habite le premier; d'autre part, celui de l'association entre *Pagurus prideauxii* et une autre anémone de mer *(Adamsia palliata)*. Dans cette dernière association, la coquille occupée par le pagure est agrandie par la croissance de la sole du pied de l'actinie. Dans la plupart des cas semblables, le pagure ou le crabe est capable d'exciter une actinie de l'espèce associée correspondante pour qu'elle se détache de son support et se fixe ensuite sur la coquille qu'il occupe ou sur sa carapace. L'actinie peut profiter des débris de nourriture de son hôte; il a été montré qu'un bernard-l'ermite porteur d'une *Sagartia* n'était pas inquiété par une pieuvre, alors que celle-ci fait aisément sa proie du pagure si l'anémone n'est pas présente. Dans le cas des Oiseaux qui se nourrissent aux dépens des parasites de la peau de grands herbivores, l'intérêt pour les deux partenaires est évident : l'un trouve sa nourriture et l'autre est débarrassé de parasites gênants.

En ce qui concerne l'intervention des Insectes dans la pollinisation des plantes supérieures, il y aurait en plus de l'existence de très remarquables coaptations des exemples d'avantages réciproques. Dans ce domaine, l'observation la plus générale et qui a la plus grande portée est la suivante : la fécondation croisée des plantes est favorisée par le type d'exploitation monospécifique fréquemment observée que pratiquent les Insectes (abeilles par exemple) prélevant leur nourriture dans la flore (Souchon, 1965).

Le type de mutualisme le plus achevé est probablement celui de la symbiose lichénique. Toutefois, au niveau écologique, il s'agit d'une relation constante et obligatoire, et vis-à-vis des facteurs du milieu on a plutôt tendance à considérer chaque espèce de Lichen comme une unité indivise.

D'autres associations semblent à sens unique. Par exemple, si les araignées de mer ou espèces voisines de plus petite taille, porteuses d'Algues diverses sur leur carapace, trouvent un avantage certain dans ce camouflage, il n'est pas sûr qu'il y ait un bénéfice pour les Algues transportées, si ce n'est, peut-être, au niveau d'une meilleure dispersion due à la mobilité. Dans les récifs de coraux, de petits Poissons sont constamment au-dessus de la bouche de certaines Actinies : ainsi, ils ne sont pas inquiétés et profitent éventuellement des débris des proies ingérées par l'anémone; *a priori*, aucun bénéfice n'est évident pour cette dernière.



Richard Colin

▶ *Représentation schématique des relations nutritionnelles entre les constituants et le milieu extérieur dans le cas de la symbiose lichénique.*

Homochromie et mimétisme

L'homochromie et le mimétisme sont des phénomènes qui s'exercent au niveau de relations entre êtres vivants, mais qui sont, plus que tout autre, le résultat d'une histoire évolutive antérieure. Dans l'homochromie, l'animal possède ou prend, à certains moments ou à certaines saisons, une couleur qui lui permet, en se fondant avec le substrat, d'échapper à d'éventuels prédateurs; en outre, il y a parfois *homéomorphie :* l'animal, souvent un Insecte, possède une forme qui mime un fragment végétal, une feuille ou un autre Insecte. L'ensemble de ces procédés tendant à réaliser une ressemblance visuelle s'appelle le *mimétisme*. Son rôle peut être simplement protecteur; cette forme de mimétisme, si l'on ne s'attache pas exclusivement aux cas les plus spectaculaires, est en réalité très répandue et banale : grenouille verte, sauterelles dans l'herbe des prés, gibier fauve aux couleurs de terre, plumage moucheté, etc. Dans quelques cas, la proie éventuelle mime un animal d'un groupe différent : c'est le cas pour des papillons mimant des Hyménoptères. A l'inverse de ce procédé, qui tend à fondre l'animal dans le milieu, certains animaux, surtout des Insectes, attirent l'attention par des couleurs vives, des dessins contrastés, dont le rôle est d'effrayer ou de dissuader les agresseurs éventuels; ces procédés sont parfois accompagnés de la possibilité de produire un liquide nauséabond ou caustique, par exemple, chez les zygènes.

D'un point de vue écologique, il faut replacer de tels phénomènes au sein des chaînes alimentaires, dans le fonctionnement général des écosystèmes : les espèces pourvues de tels dispositifs ne sont ni plus ni moins abondantes que d'autres; en outre, l'évaluation de l'efficacité risque d'être faite sur un plan anthropomorphique et non qualitatif. L'utilité du mimétisme peut être considérée de façon relative lorsque l'on compare deux espèces voisines; mais en tant qu'ensemble de procédés, il n'a pas de valeur absolue.

ÉCOLOGIE DES POPULATIONS

On désigne sous le terme d'*écologie des populations,* ou *démo-écologie,* la partie de l'écologie qui étudie les aspects dynamiques observés au niveau des populations, dans la mesure où ces aspects sont influencés par les facteurs écologiques biotiques ou abiotiques. Ce point de vue distingue la démo-écologie de la génétique des populations au sens strict, qui cherche surtout à préciser les mécanismes génétiques permettant la variation et l'adaptation au milieu. Il convient toutefois de remarquer que les données fondamentales de la génétique des populations, qui sont d'ordre qualitatif, sont indispensables pour interpréter certains faits mis en lumière par les études démo-écologiques quantitatives, et réciproquement.

Le terme de *population* désigne l'ensemble des individus d'une même espèce capables d'échanger librement entre eux des gènes. Dans la pratique, cela implique qu'il n'y ait pas entre les individus un isolement géographique supérieur aux moyens de déplacement ou de dissémination, et que la parenté génétique ne soit pas éloignée au point d'empêcher des croisements fécondés. Dajoz (1974) fait appel à une définition plus courante : « Une population est formée par l'ensemble des individus de la même espèce qui occupe un espace déterminé à un moment donné. En raison de la grande variabilité des conditions, les divers endroits favorables à l'installation d'une espèce sont le plus souvent séparés entre eux par des discontinuités plus ou moins importantes. Chaque lieu favorable est occupé par une population : les hêtres d'une hêtraie, les merles d'un parc urbain, les carpes d'un étang, les escargots d'une haie constituent des exemples de population. »

En écologie, la population est l'unité d'étude de base : c'est à son niveau que s'exercent les relations entre les êtres vivants. Il ne saurait y avoir de compétition entre un seul pied de ray-grass et un seul de trèfle; ce qui est important au niveau du fonctionnement de l'écosystème, ce n'est pas qu'un lion dévore une antilope, c'est le fait que la prédation par une population de lions d'une partie d'une population d'antilopes assure la nourriture de la première et la régulation du nombre des individus de la seconde. Les communautés, qui sont constituées par un ensemble d'organismes d'espèces différentes peuplant une zone de conditions écologiques homogènes et définies, sont la résultante de l'assemblage des populations de ces espèces. Les relations entre les populations et leurs réactions vis-à-vis du milieu s'inscrivent dans le cadre du fonctionnement de l'écosystème.

De nombreuses études ont été effectuées dans le domaine de la dynamique des populations, assez souvent pour un but appliqué. L'attention s'est, par exemple, portée sur les populations de Poissons marins soumis à la pêche, sur le gibier, sur les espèces nuisibles à l'agriculture (Insectes, Rongeurs, parasites des animaux), sur les vecteurs de maladies (moustiques), sur les animaux que l'on souhaite protéger (dans les parcs naturels africains ou d'autres régions). Enfin, les études démographiques sur l'homme pourraient s'inscrire dans ce cadre, mais elles ont été effectuées en tenant presque exclusivement compte des considérations économiques et politiques. Depuis quelque temps, on établit des liens entre la population et la quantité de ressources naturelles disponibles; cependant, la mise en œuvre d'une véritable approche écologique, tant sur le plan local que sur le plan national ou celui des grandes régions du monde, n'en est qu'à de très timides débuts.

Les caractéristiques d'une population et leurs mesures

Dans le cas d'une population d'une seule espèce, il est possible de caractériser à chaque instant son état et donc sa dynamique par un certain nombre de données. Ces données portent essentiellement sur le mode de répartition spatiale (occupation plus ou moins forte d'une zone, types de distribution) d'une part, sur les effectifs et la façon dont la population s'accroît ou décroît d'autre part. Ce deuxième groupe de données fournit des indications d'ordre strictement démographique; certaines expressions chiffrées ou graphiques traduisent la *structure démographique* de la population; ces caractéristiques peuvent être fournies par des travaux sur le terrain, mais des expériences au laboratoire sont aussi très utilisées pour préciser les paramètres de la croissance de la population. Quant à l'obtention du premier type de données, qui s'effectue sur le terrain, elle nécessite l'utilisation de divers procédés d'échantillonnage.



Pulitzer

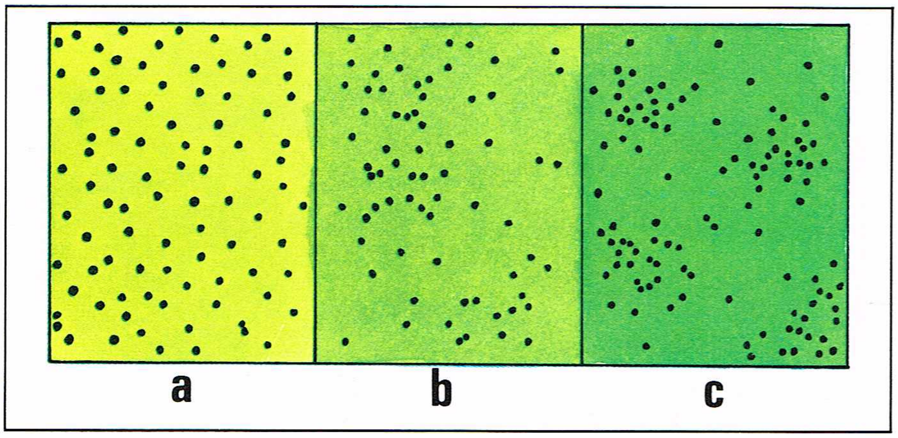
▲ ***« Une population est formée par l'ensemble des individus de la même espèce qui occupe un espace déterminé à un moment donné... »; ce groupe de* Mulloidichthys martinicus *constitue une population.***

Répartition spatiale; densité et types de distribution

La plus ou moins grande abondance d'une espèce dans une zone ou une communauté donnée est exprimée par la **densité**, c'est-à-dire le nombre d'individus présents par unité de surface : il s'agit d'une caractéristique aisée à définir mais dont la mesure sur le terrain est plus compliquée.

Pour les plantes, il est relativement facile, soit en inventoriant toute une surface systématiquement, soit en procédant à des relevés sur des échantillons limités choisis au hasard, de mesurer la densité.

En ce qui concerne les animaux, leur mobilité et leur plus grande dispersion rendent les mesures plus difficiles : on doit souvent se contenter d'une évaluation relative de l'abondance. Par exemple, dans le cas d'un piège lumineux pour papillons de nuit dont on ignore la zone exacte d'action, on traduira l'abondance relative d'une espèce par son pourcentage vis-à-vis du total des captures. De même, pour des Oiseaux assez sédentaires d'un couvert forestier, on notera sur des parcours de longueur déterminée visités à la même vitesse et la même heure, le nombre de « contacts » (individus vus ou entendus) avec les différentes espèces et on comparera ainsi leurs nombres respectifs. Dans le cas des vols d'Oiseaux migrateurs, on peut procéder à un dénombrement, mais une densité ne pourrait être obtenue qu'à un moment d'utilisation d'un territoire limité, lors de la nidification par exemple. Les photographies aériennes permettent de connaître le nombre d'individus dans les grands troupeaux de Mammifères vivant en



Richard Colin

▲ *Représentation schématique des types de répartition des individus d'une espèce : A, distribution régulière; B, distribution au hasard; C, distribution par agrégats.*

terrain découvert, mais il importe aussi de déterminer les limites des territoires qu'ils utilisent.

D'une manière générale, les procédés de piégeage pour les Insectes ou pour les petits Mammifères (Rongeurs, Insectivores) ne permettent pas, sauf si l'on est à même de préciser les limites du territoire colonisé, d'obtenir la densité. Dans certains cas, on ne peut procéder facilement ni au dénombrement direct total ou partiel par échantillonnage, ni au piégeage; on utilise alors les *traces d'activité :* intensité des dégâts causés aux végétaux, nombre de terriers, nombre de fèces, traces de passage, etc.

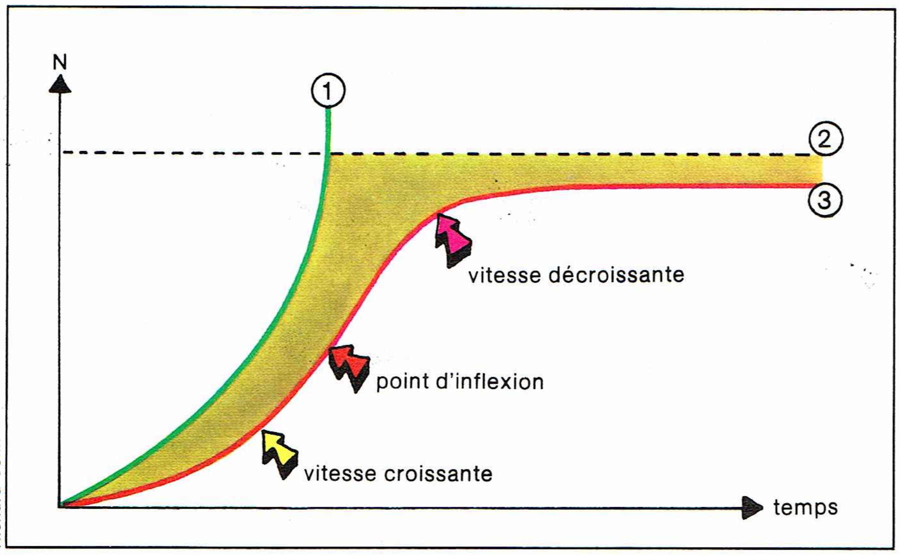
Sur le plan de la **distribution spatiale,** on distingue trois types, qui ne sont identifiables pratiquement pour une espèce que si l'on peut localiser chaque individu en un point (sur une carte par exemple).

— La *distribution régulière* ou *uniforme* est rare dans la nature; elle n'existe guère que pour les animaux dont chaque individu a un territoire bien défini; c'est le cas pour certains prédateurs à territoire étendu : grands fauves, Rapaces, Poissons carnivores, ainsi que, moins nettement, pour quelques Rongeurs, Oiseaux et Reptiles mâles. Selon Dice (1952), cette distribution pourrait aussi s'observer pour les grands arbres d'une forêt.

— La *distribution au hasard* suppose un milieu homogène sur le plan des conditions écologiques abiotiques, et même biotiques, et une tendance à un comportement sans interactions — « indifférent » en quelque sorte — entre les individus de la même espèce. Ce type de distribution, qui n'est pas non plus très répandu, peut s'observer dans le cas d'organismes appartenant à des groupes systématiques caractérisés par leur petite taille (Protozoaires, Bactéries, Algues unicellulaires) et aussi dans le cas de plantes supérieures chez lesquelles la dispersion des semences est essentiellement assurée par le vent.

— La *distribution par agrégats,* ou *par groupes,* dite encore *distribution contagieuse,* est de loin la plus répandue : cela s'explique bien, d'une part par la tendance naturelle de beaucoup d'espèces animales à réaliser des groupes sociaux d'importance numérique plus ou moins grande (familles, colonies, troupeaux), d'autre part, pour les plantes, par leurs réactions aux irrégularités du milieu. En outre, les modes de dispersion des spores, des semences, etc., et les divers procédés de multiplication végétative favorisent de telles dispositions.

▼ *Représentation graphique de la croissance d'une population : N, nombre d'individus de la population; 1, courbe de croissance exponentielle, traduisant le « potentiel biotique »; 2, limite imposée par le milieu; 3, courbe effective de croissance de la population; la zone ombrée représente la pression du milieu.*



Richard Colin

Croissance des populations et structure démographique

La croissance d'une population, qui peut être positive ou négative, est la résultante de la natalité et de la mortalité; en outre, les phénomènes migratoires modifient les effectifs présents dans une zone donnée. Le **coefficient d'accroissement** correspond aux cas où seules la natalité et la mortalité interviennent. En théorie, si à chaque intervalle de temps le nombre d'individus s'est accru, le taux de croissance a tendance à augmenter : l'expression mathématique de ce phénomène est une *courbe* dite *exponentielle :* biologiquement, elle représente ce qu'on nomme le *potentiel biotique*. Dans le cas d'une espèce à multiplication végétative par division en deux se produisant une fois par jour, on aura selon la loi de croissance suivante : 1 individu le 1er jour, 2 individus le 2e, 4 le 3e, 8 le 4e, 16 le 5e..., 512 le 10e..., 16 364 le 15e et ainsi de suite...

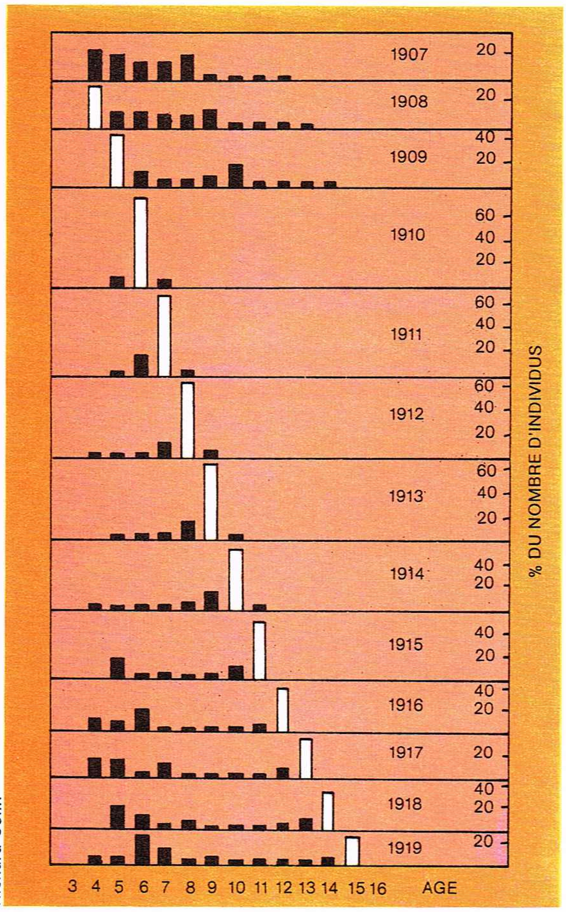
Le coefficient d'accroissement, qui traduit cette vitesse d'expansion, est différent selon les espèces : il est de l'ordre de 0,005 5 pour l'homme, de 5 pour le rat, de plus de 20 pour beaucoup d'Insectes. En réalité, ni l'espace, ni la nourriture ne sont en quantité illimitée dans la nature; il faut de plus tenir compte de toutes les actions de limitation climatiques, de prédation, etc.; les courbes de croissance observées montrent donc des valeurs inférieures aux valeurs théoriques du potentiel biotique. L'ensemble des facteurs expliquant la différence entre ces valeurs est appelé *résistance du milieu,* ou *pression du milieu*. En outre, on observe qu'à partir d'un certain point la vitesse de croissance se ralentit avant de s'annuler : l'effectif de la population ne croît pratiquement plus; c'est que la *capacité de supporter (carrying capacity)* du milieu vis-à-vis de cette population a été atteinte; on parle encore de *stock-limit* du milieu ou de *charge biotique maximale*.

La courbe de croissance de la population est dite **courbe logistique,** ou **courbe en S :** c'est le mathématicien Verhulst qui, en 1845, l'avait proposée comme représentant une hypothèse appliquée à la croissance des populations humaines. Diverses études théoriques et essais expérimentaux auxquels sont associés les noms de Pearl (1925), Gause (1931-1935), Volterra (1931) et Lokta (1934) ont permis de vérifier la validité de cette hypothèse et d'affirmer son caractère de généralité.

Une représentation très classique permet d'obtenir à un instant donné une idée de la composition d'une population : c'est la **pyramide des âges,** d'un usage très courant en démographie humaine. La pyramide des âges ne donne pas seulement les effectifs par classe d'âge, elle permet de plus de juger de la stabilité d'une population et de son évolution probable. En démographie humaine, on distingue ainsi aisément une population « jeune » d'une population « âgée ». En démographie forestière, où l'on utilise le plus souvent des courbes présentant les effectifs sur l'axe des coordonnées, la structure des divers peuplements, leur origine, et leurs possibilités d'évolution sont bien traduites par de tels graphiques. Les travaux d'Hjort (1926), qui a établi les proportions des différentes classes d'âges présentes parmi les harengs pêchés en mer du Nord entre 1907 et 1919, ont montré comment la structure démographique à un moment donné conditionne celle des années suivantes.

Les représentations des structures démographiques sont plus compliquées dans le cas où l'espèce présente des stades différents bien marqués morphologiquement : un exemple en est fourni par les pyramides des âges établies pour une ruche par Bodenheimer (1938).

D'autres procédés servent à rassembler plusieurs types de données (vitesse de croissance, possibilité d'évolution...) selon les cas : on peut citer les **diagrammes de Lexis,** les **tables de vie** ou de **mortalité** qui per-



◀ ***Représentation graphique des travaux de Hjort (1926) sur** la structure **démographique** établie d'après les proportions de classes d'âges parmi les harengs pêchés en mer du Nord entre 1907 et 1919. La forte classe d'âge constituée par les individus nés en 1904 reste dominante pendant plusieurs années (colonnes claires). En abscisse, l'âge des Poissons; en ordonnée, le % de chaque classe dans la population annuelle.*

mettent d'établir des **courbes de survie.** Ces tables et ces courbes rendent compte du taux de mortalité dans les diverses classes d'âges et souvent selon les sexes, et donc de l'espérance de vie des individus qui leur appartiennent. Elles sont utilisées de façon courante en démographie humaine pour établir le coût des primes d'assurance-vie en fonction de l'âge de l'assuré.

Les courbes de survie sont construites en portant en ordonnées le nombre de survivants (généralement sur une échelle logarithmique) par rapport au temps; chez l'huître, la mortalité est très forte dans les premiers stades, alors que c'est le contraire chez la drosophile, pour laquelle la mortalité maximale intervient pour presque tous les individus à un même âge, très proche de la longévité potentielle. La courbe pour l'espèce humaine se rapproche de ce dernier cas, la mortalité ayant été considérablement réduite au niveau des nourrissons et des jeunes enfants; si l'on dissociait le cas de l'homme et de la femme, la courbe correspondant à cette dernière, dont la longévité moyenne est meilleure que pour les individus mâles, se rapprocherait davantage encore de la courbe observée pour la drosophile.

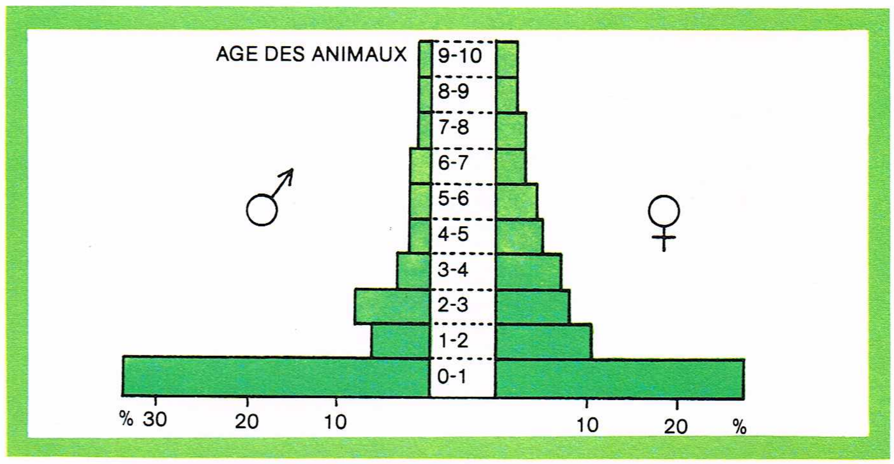
Pour la population humaine, sa constante expansion pose certainement le plus grave problème sur le plan écologique. On estime qu'il y avait environ 900 millions d'hommes sur la planète au début de l'ère industrielle, vers 1800. C'est surtout à partir de ce moment que la croissance a pris une allure exponentielle. L'Annuaire démographique des Nations unies donnait en 1971 un effectif total de 3 706 millions et une vitesse d'accroissement de 2,1 %. La période nécessaire pour atteindre un accroissement d'1 milliard supplémentaire est de plus en plus courte. Voici les durées nécessaires :

— de 1 à 2 milliards : 75 ans (de 1850 à 1925);
— de 2 à 3 milliards : 37 ans (de 1925 à 1962);
— de 3 à 4 milliards : 15 ans (de 1962 à 1977);
— de 4 à 5 milliards : 10 ans (de 1977 à 1987);

Le même phénomène est exprimé par le temps de doublement qui a été : de 150 ans (entre 1750 et 1900), de 65 ans (entre 1900 et 1965) et sera de 35 ans seulement entre 1965 et 2000, période à laquelle la population mondiale sera de 7 milliards environ. Les essais pour prévoir la tendance générale reviennent à s'interroger pour savoir si la pente de la courbe continuera à augmenter (vitesse d'accroissement en hausse, hypothèse dite « pessimiste ») ou si elle diminuera, comme il est de règle à un certain moment dans la courbe en S après le passage du point d'inflexion (vitesse d'accroissement en baisse, hypothèse dite « optimiste »).

Mais le problème démographique ne doit pas être envisagé à la seule échelle de la planète; il est avant tout régionalisé, car les accroissements sont très différents selon les parties du monde. Les pays dits « sous-développés » ou « en voie de développement » ont un taux d'accroissement bien supérieur à la moyenne mondiale, tandis que les pays dits « riches » ou « développés » ont un taux inférieur.

Des phénomènes de régulation naturelle interviennent et interviendront, mais ils ne relèvent que d'une froide appréciation scientifique qui paraît insensible et même cruelle : il faut cependant savoir que ces mécanismes régulateurs pour l'homme s'appellent surtout famines et guerres. A côté de ces perspectives, une approche écologique raisonnée, conduisant l'homme à un réel pouvoir sur sa croissance, dont la régulation des naissances et l'hypothétique accroissement des ressources naturelles ne sont que deux aspects, apparaît comme indispensable.

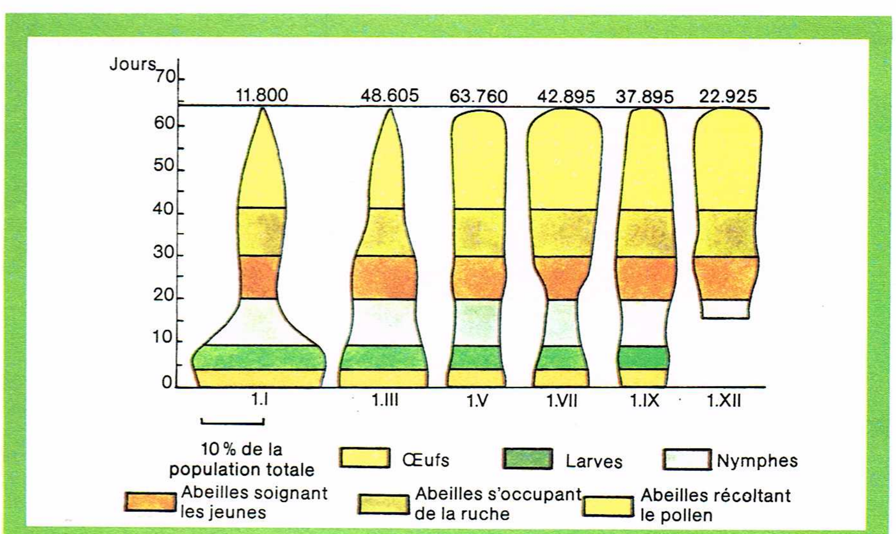


▲ *Pyramide des âges (selon les sexes, mâles à gauche, femelles à droite) pour une population du **Cervidé** Odocoileus **hemionus** dans le chaparral de Californie (Taber et Dasmann, 1958).*

Les fluctuations des populations et leurs causes

Les fluctuations des populations dans les conditions naturelles sont de divers types.

Les *fluctuations saisonnières* au cours de l'année sont liées à la biologie de l'espèce, à ses réactions vis-à-vis du climat ou, plus généralement, à l'ensemble de ses relations avec le milieu, y compris les autres êtres vivants.



▼ *Pyramide des âges, au cours d'une année, établie dans une ruche d'abeilles domestiques près de Jérusalem. Les nombres indiquent la population totale à chaque époque (d'après Bodenheimer, 1938).*



P. Dupont - Jacana

▲ *Les fluctuations périodiques de populations de lemmings, par exemple, sont suivies, avec un décalage, par des variations identiques de leurs prédateurs, tel ce hibou des neiges* (Nyctea scandiaca).

▶ *Page ci-contre, en haut, à gauche : l'action d'un facteur limitant sur la vitesse de croissance a été mise en évidence, notamment par Tassigny, qui a montré que de fortes teneurs en calcium ralentissaient la croissance et réduisaient la quantité de cellules par volume d'une espèce d'Algues calcifuges du genre* Staurastrum.

▶ *Page ci-contre, en bas, courbe de croissance de la population de moutons dans le sud de l'Australie. La courbe de croissance logistique correspondante est indiquée en trait plein (Davidson, 1938).*

Par exemple, en Australie, les populations de *Thrips imaginis*, petit Insecte vivant sur les rosiers, s'accroissent pendant l'été (Davidson et Andrewartha, 1948). Au printemps, dans la région d'Oxford, l'apport des jeunes mésanges charbonnières nouvellement écloses provoque un brusque accroissement, mais ces jeunes subissent presque aussitôt une mortalité élevée (Lack, 1954). D'autres exemples de variations d'abondance au cours de l'année ont été mis en évidence chez de nombreux Insectes (les moustiques en Colombie, les carabiques au Danemark, etc.) ou pour différents constituants du plancton végétal ou animal.

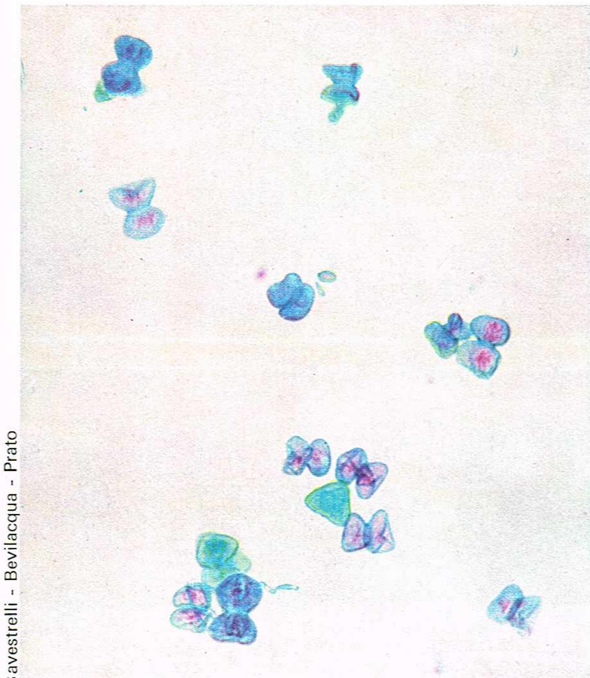
Chez les végétaux, la variation de la production végétale au cours de l'année est le résultat des changements qualitatifs et quantitatifs au niveau des populations des espèces formant les communautés. Dans quelques communautés, comme la chênaie-charmaie, établie sur calcaire humide dans la plaine française, on note pour certaines espèces de la strate herbacée dites vernales (jacinthe des bois, anémone Sylvie) une apparition réduite au premier printemps avant la feuillaison des arbres; ensuite, en été, ce sont des herbes comme la mélique, ou *Millium effusum*, qui connaissent le maximum de développement dans cette strate.

Les variations saisonnières sont encore plus accusées si des *phénomènes migratoires* interviennent : une étude d'A. B. Williams concernant l'ensemble du peuplement d'Oiseaux pour une forêt de hêtres et d'érables de l'Ohio montre bien que pour un ensemble de populations de plusieurs espèces la variation saisonnière peut être considérable. Si l'on dispose de données suffisantes, on constate dans les milieux, parfois éloignés, entre lesquels s'effectuent les déplacements, qu'il y a complémentarité dans les variations.

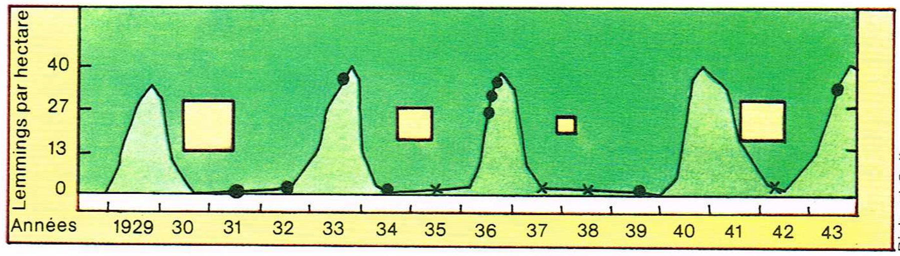
Frochot, en 1971, a ainsi montré que le rouge-gorge est abondant en été dans les vieilles futaies en Bourgogne et qu'en automne il s'y déplace vers les jeunes futaies, avant d'émigrer en hiver vers la garrigue méditerranéenne pour revenir au printemps dans les jeunes futaies bourguignonnes.

Les *variations cycliques sur plusieurs années* sont plus difficiles à expliquer. Les populations de certains Rongeurs, parmi lesquels les lemmings de la toundra arctique, connaissent de très forts accroissements, se traduisant parfois par de véritables pullulations, tous les trois à quatre ans; rappelons que leur abondance entraîne pour les lemmings eux-mêmes des difficultés de nourriture au niveau de la végétation, et que, lors de certaines pullulations exceptionnelles, on a pu observer en Norvège des migrations de milliers d'individus qui se jettent à la mer. Les populations des prédateurs des lemmings (harfangs, ou hiboux des neiges) subissent, peu de temps après, les mêmes changements. En effet, après une période d'abondance la nourriture devient rare pour les prédateurs, ceux-ci souffrent alors de famine et peuvent mourir (renard arctique) ou migrer vers le sud (hibou des neiges). En utilisant les données recensant sur près de 100 ans le nombre des peaux d'animaux vendues par les trappeurs canadiens, Mac Lulich, en 1937, a établi des fluctuations périodiques des populations de lièvres variables suivies avec un décalage par des variations identiques de son prédateur, le lynx du Canada. La périodicité du cycle est de l'ordre de 10 ans. On retrouve un cycle de même durée pour le renard roux et pour divers Oiseaux. Ces variations cycliques avaient été rapprochées du cycle d'activité des taches solaires, mais une analyse mathématique précise ayant infirmé cette hypothèse (Moran, 1949), on ne dispose pas à l'heure actuelle d'explication. Pour les Insectes causant des dégâts aux forêts par défoliation ou attaque du bois, des études détaillées ont été effectuées, étant donné l'intérêt économique évident; les variations ont été répertoriées en quatre groupes : le *type latent*, avec fluctuations réduites et dont le niveau de nocivité reste négligeable; le *type permanent*, qui au contraire correspond aux espèces toujours nuisibles; le *type temporaire*, qui reste longtemps à un niveau « latent » avec des phases occasionnelles aiguës mais irrégulières; enfin, le *type cyclique*, ou périodique.

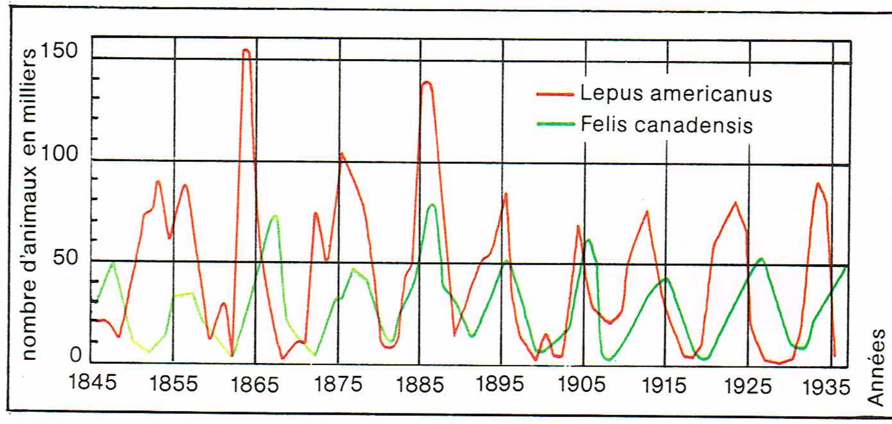
D'autres fluctuations sont irrégulières, mais assez facilement mises en relation avec des phénomènes déter-



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato



Richard Colin



Richard Colin

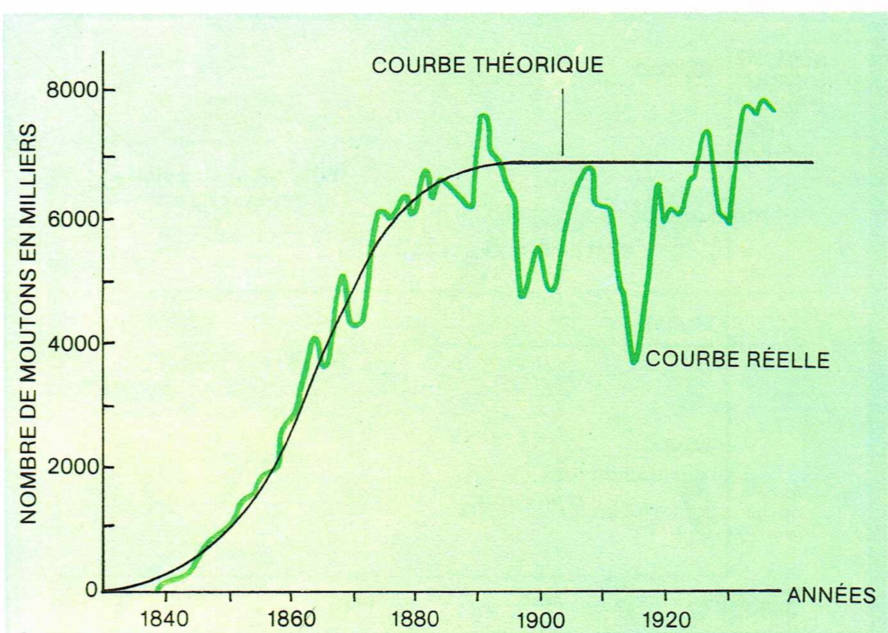
▲ *En haut, représentation graphique de l'abondance du lemming,* **Dicrostonyx groenlandicus,** *à Churchill (Manitoba), et de l'invasion du hibou des neiges* **(Nyctea scandiaca),** *en Nouvelle-Angleterre, les années où les lemmings sont rares (carrés hachurés) [d'après Shelford, 1945]. En bas, fluctuations périodiques des populations du lièvre variable* **(Lepus americanus)** *et du lynx* **(Felis canadensis),** *d'après le nombre de peaux reçues par la Compagnie de la baie d'Hudson (d'après Mac Lulich, 1937).*

minés : en Angleterre, les individus reproducteurs du héron cendré sont moins abondants après des hivers très froids, mais le niveau initial est assez rapidement retrouvé ; sur un temps assez long, la population est donc assez stable. Les fluctuations saisonnières ou cycliques n'empêchent pas d'ailleurs à long terme la stabilité ; dans le cas déjà cité de la mésange charbonnière, la courbe représentant les effectifs adultes reproducteurs présents à la fin de l'hiver est pratiquement toujours au même niveau tous les ans. Des augmentations ou diminutions d'effectifs de populations consécutives, par exemple, à des introductions dans le premier cas, à la destruction des milieux favorables, la pêche ou la chasse dans le second, sont possibles ; des extinctions d'espèces dans une région déterminée ou même sur l'ensemble du monde ont été enregistrées, et de nombreuses espèces sont encore menacées. Des cas historiques de brusques augmentations des populations sont bien connus, surtout en Australie avec l'introduction du lapin et du mouton. Davidson, en 1938, a établi la courbe de progression de la population du mouton à partir de 1814 jusque vers 1930 ; malgré ses irrégularités, cette courbe a une allure générale en S marquant un palier vers 1900 avec un effectif d'environ 7 500 000 individus. De tels accroissements de populations s'accompagnent bien entendu d'une expansion géographique de l'espèce : le doryphore introduit vers 1921 dans les Landes s'est étendu progressivement vers l'est jusqu'à atteindre la mer Noire en 1972.

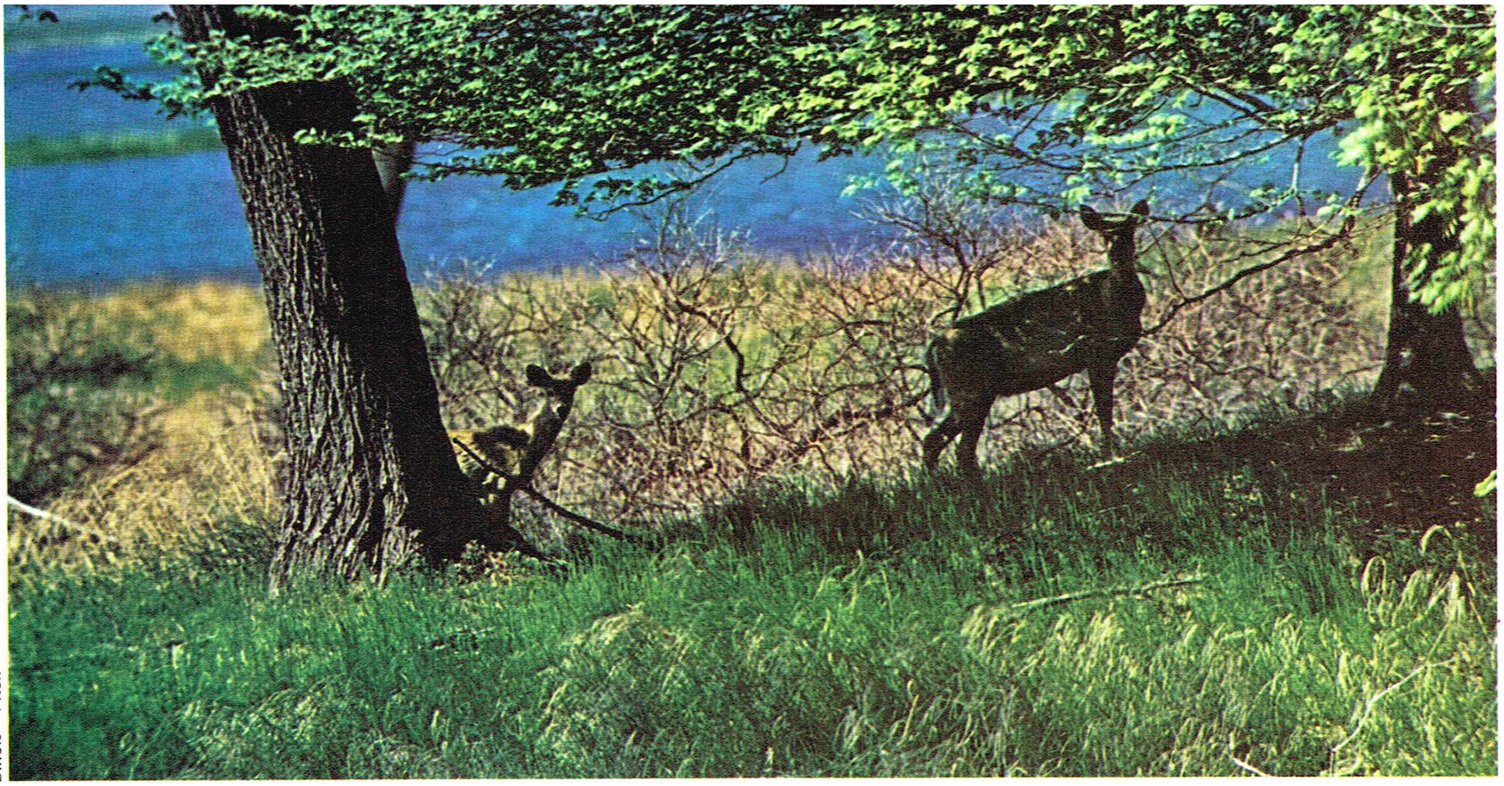
Pour étudier les causes des variations des populations il existe deux voies principales : l'étude de la croissance de la population dans des conditions variées et la recherche directe de corrélations avec certains facteurs. Plusieurs techniques sont mises en œuvre à cette fin : des essais expérimentaux dans des conditions bien définies et faciles à reproduire, la réalisation de cultures expérimentales rendant un échantillonnage plus commode, l'observation des communautés dans la nature, la recherche de modèles mathématiques permettant de tester la valeur de certaines hypothèses.

Les premiers essais, qui ont établi expérimentalement la courbe de croissance sigmoïde en fonction de divers facteurs, sont ceux de Gause (1934). Cet auteur a montré que, pour un élevage de petits Coléoptères se nourrissant de farine *(Tribolium confusum)*, la quantité de farine disponible déterminait le nombre maximal d'individus : pour 16 g de farine, la population compte en fin d'expérience 650 individus, et, pour 64 g, 1 750 individus seulement. Les courbes de croissance ont, dans les deux cas, la forme sigmoïde conforme à l'équation proposée en 1845 par Verhulst. On remarque que la croissance se ralentit plus rapidement quand la nourriture est moins abondante. Des observations similaires mettent en évidence l'action d'un facteur limitant sur la vitesse de croissance. Ce facteur limitant apparaît comme un des éléments qui dans la nature est susceptible d'entrer dans la définition de la charge biotique maximale du milieu. Pour des Algues unicellulaires calcifuges, Tassigny, en 1970, a montré que de fortes teneurs en calcium sous forme d'ion Ca^{++} ralentissaient la croissance d'une part, réduisaient la quantité maximale de cellules par volume d'autre part ; une des espèces du genre *Staurastrum* apparaît comme plus fortement influencée que *Micrasterias crux-melitensis*.

Certaines courbes de croissance sont dites en J : la première partie de la courbe est de forme exponentielle, mais au bout d'un certain temps apparaît une chute brutale qui marque la disparition de presque toute la population. On interprète ce phénomène de la façon suivante : une absence de régulation permet à la population de dépasser la capacité de support du milieu, ce qui entraîne, par exemple, l'utilisation de toute la nourriture disponible, ou presque, et l'effondrement consécutif de la population consommatrice. Un bon exemple est fourni par le cas du cerf *Odocoileus* vivant sur le plateau Kaibab en Arizona.



Richard Colin



Binois - Pitch

▲ ***Le cerf de Virginie,*** **Odocoileus virginianus.**

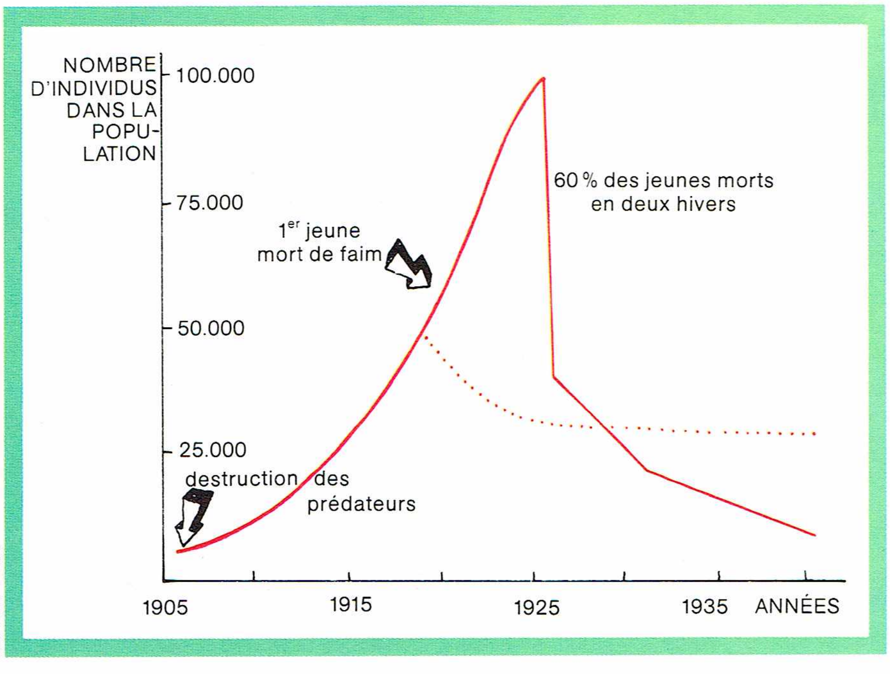
Dans cette zone, on estime à 4 000 têtes la population au début du siècle. Presque tous les prédateurs, pumas, coyotes et loups, ont été exterminés dans les vingt ou trente premières années de ce siècle : de 1907 à 1917 on a compté 600 pumas tués, de 1918 à 1923 74 de plus, et de 1924 à 1939 encore 142 ; plus de 7 300 coyotes ont été détruits entre 1907 et 1939 ; quant aux loups, déjà peu nombreux, ils étaient considérés comme exterminés en 1939. Cette diminution très rapide des prédateurs du cerf étudié équivaut à la disparition d'un facteur régulateur ; la croissance de la population a entraîné une dégradation des lieux de pâture et, lors d'un ou deux hivers plus rigoureux, un grand nombre d'individus, surtout parmi les jeunes, n'ont pu résister et sont morts. Cet exemple, où l'homme est le destructeur initial des prédateurs, montre bien la complexité des relations entre êtres vivants.

La majeure partie des relations susceptibles d'influencer le développement des populations s'inscrit dans le cadre de la compétition intraspécifique et surtout interspécifique pour l'espace et la nourriture, notamment dans le cadre des relations proie-prédateur. Gause, en 1934, a cultivé ensemble deux espèces voisines de paramécies, *Paramecium caudatum* et *Paramecium aurelia,* utilisant la même source de nourriture dans le milieu, et il a comparé les courbes de croissance avec des témoins de chaque espèce cultivée seule. En culture mixte, la croissance de *Paramecium aurelia* n'est que légèrement ralentie par rapport au témoin ; celle de *Paramecium caudatum* l'est beaucoup plus et, au bout de 5 jours environ, on observe une décroissance qui aboutit finalement à l'élimination de cette espèce. Crombie, en 1946, obtient des résultats comparables pour les Coléoptères *Tribolium confusum* et *Oryzaephilus surinamensis;* cependant, lorsqu'on place dans le milieu de fins tubes de verre, ce qui permet une diversification de l'espace, l'espèce dominée *(Oryzaephilus)* est susceptible de conserver une bonne croissance. Chez les végétaux, Harper, en 1961, a établi pour les lentilles d'eau *Lemma polyrrhiza* et *Lemma gibba*, qui entrent en compétition pour la lumière, qu'en culture mixte la croissance de *Lemma gibba* est très affectée et que cette espèce est pratiquement éliminée au bout de 8 semaines. Des phénomènes semblables peuvent s'observer entre plantes supérieures ; c'est le cas entre la flouve *(Anthoxanthum odoratum)* et la phléole *(Phleum pratense)* ou bien le ray-grass *(Lolium perenne)* et le trèfle *(Trifolium repens)* ; les résultats varient selon la densité initiale des semis en présence ainsi que selon les conditions du sol (la teneur en azote notamment).

Sur des périodes plus longues pour des populations établies, on observe diverses fluctuations, non seulement dans la nature, mais aussi sur des élevages réalisés dans des conditions expérimentales précises. L'analyse en est souvent compliquée. Nicholson, en 1954, a réalisé une étude très approfondie sur la mouche à viande *(Lucilia cuprina)* ; il a fourni aux larves de la nourriture à volonté mais seulement 0,5 g de viande par jour aux adultes de la population ; les courbes obtenues montrent de très fortes oscillations dans le nombre des adultes ; si l'on compte le nombre d'œufs pondus, on constate des oscillations plus faibles s'intercalant entre les précédentes. L'interprétation de ces résultats est la suivante : ce n'est que lorsque les adultes sont peu nombreux qu'ils peuvent disposer d'un milieu suffisant pour pondre ; au contraire, la fécondité des adultes diminue lorsqu'ils se développent en grand nombre, ce qui se produit après un certain délai à partir d'une ponte abondante précédente. Des oscillations sont aussi enregistrées dans le cas où les adultes sont nourris abondamment et où une quantité limitée de nourriture est fournie aux larves. Bien qu'il y ait toujours un grand nombre d'œufs pondus, la compétition entre les larves, devenues trop nombreuses, entraîne chez elles une forte mortalité ; ce n'est que lorsque leur nombre est faible que la croissance de la population larvaire reprend et ainsi de suite... Cela illustre bien ce que Nicholson a appelé l'*équilibre des populations (balance of populations).*

Ces mécanismes permettent un ajustement du niveau des populations selon les conditions du milieu. Huffaker, en 1958, a montré par une expérience amusante que la plus ou moins grande difficulté à trouver la nourriture influence les fluctuations d'abondance d'une population d'Acariens vivant sur les oranges *(Eotetranychus sexmaculatus)* ; si 4 oranges sont dispersées parmi 36 balles de

▼ ***Représentation graphique des effets de l'extermination des prédateurs (puma, coyote) sur la population du Cervidé*** **Odocoileus** ***du plateau de Kaibab en Arizona. La courbe en pointillé représente ce qu'aurait été la population du cerf dans l'hypothèse où les prédateurs n'auraient pas été exterminés.***



Richard Colin

caoutchouc. les fluctuations cycliques d'abondance sont de presque 6 en 3 mois ; pour 20 morceaux d'oranges répartis parmi 20 balles de caoutchouc on observe au contraire une phase très forte d'accroissement en J, suivie d'une phase descendante quelque peu irrégulière.

C'est là un exemple de la diversité des facteurs pouvant commander des fluctuations de populations.

Des modèles mathématiques ont été proposés pour rendre compte de ces variations. La forme de croissance représentée par la courbe en S, comme celle du *Tribolium confusum*, correspond au cas où le nombre des descendants ne dépend pas de l'abondance des parents à partir du moment où ceux-ci ont atteint un certain niveau : on est alors à un niveau constant d'équilibre, et la courbe est dite *courbe de saturation*. Cela s'explique par le fait que les adultes de *Tribolium* vivent longtemps par rapport à la durée larvaire et qu'il y a ainsi un très large chevauchement de plusieurs générations. Au contraire, si les imagos ont une vie courte, les générations ne se chevauchent pas, et on observe des fluctuations périodiques : c'est le cas pour un autre petit Coléoptère, *Callosobruchus sinensis ;* Utida, en 1941, a montré qu'il était possible d'utiliser une équation, donc un modèle mathématique, rendant compte de l'ensemble de ces phénomènes.

Les variations concomitantes ou légèrement décalées dans le temps entre l'abondance de la proie et du prédateur mettent en évidence, si besoin était, la dépendance du second vis-à-vis de la première. Une illustration très classique est fournie par le cas déjà cité du lièvre variable et du lynx du Canada. Des expériences de laboratoire reproduisent des variations similaires, comme celles, par exemple, d'Huffaker (1958), introduisant un prédateur *(Typhlodromus occidentalis)* dans les élevages de l'Acarien *Eotetranychus sexinaculatus*, qui se nourrit sur les oranges, et d'Utida (1957) à partir d'un ou deux parasites du *Callosobruchus sinensis*. Des expériences déjà anciennes mais très démonstratives ont été élaborées par Gause, en 1934 : dans un élevage de paramécies *(Paramecium caudatum)*, il a introduit un de leurs prédateurs, *Didinium nasutum ;* si les deux espèces sont seules en présence, le prédateur détruit les paramécies et meurt de faim ; si la culture renferme en plus une nourriture à base d'avoine, formant un dépôt, la population des prédateurs se développe légèrement, puis décroît et disparaît, car les paramécies peuvent se réfugier dans le dépôt formé par l'avoine : rien n'empêche alors la croissance de la population de *Paramecium caudatum* de se poursuivre. On n'observe des fluctuations cycliques concomitantes que dans le cas où, en reprenant cette deuxième expérience, on apporte à intervalles réguliers de nouveaux individus de *Didinium*.

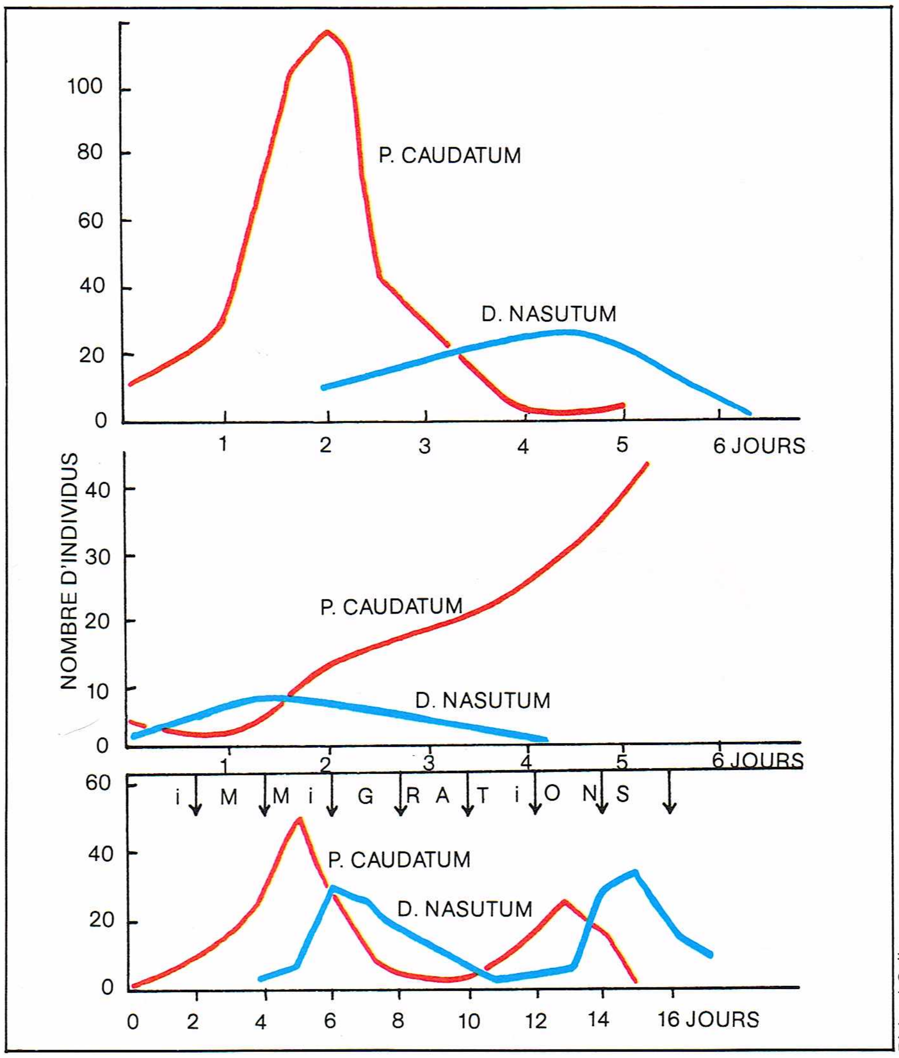
En 1968, Pimentel et Stone, en poursuivant pendant très longtemps des expériences mettant en présence la mouche domestique et un de ses parasites, l'Hyménoptère *Nasonia vitripennis*, ont montré que des variations très brutales s'observent pour les populations des deux espèces, surtout au début, durant les 70 premières semaines, alors que pour des populations ayant cohabité pendant 2 années les fluctuations sont faibles et la population du parasite reste à un niveau assez bas et régulier. Cela met en évidence le rôle des mécanismes génétiques permettant une évolution quantitative des populations en réaction à un facteur donné.

L'évolution des populations

En plus des fluctuations des populations sous l'angle de leur importance numérique, se manifeste à plus long terme une évolution, dont les aspects dits de *micro-évolution* peuvent être saisis à notre échelle de temps d'observation.

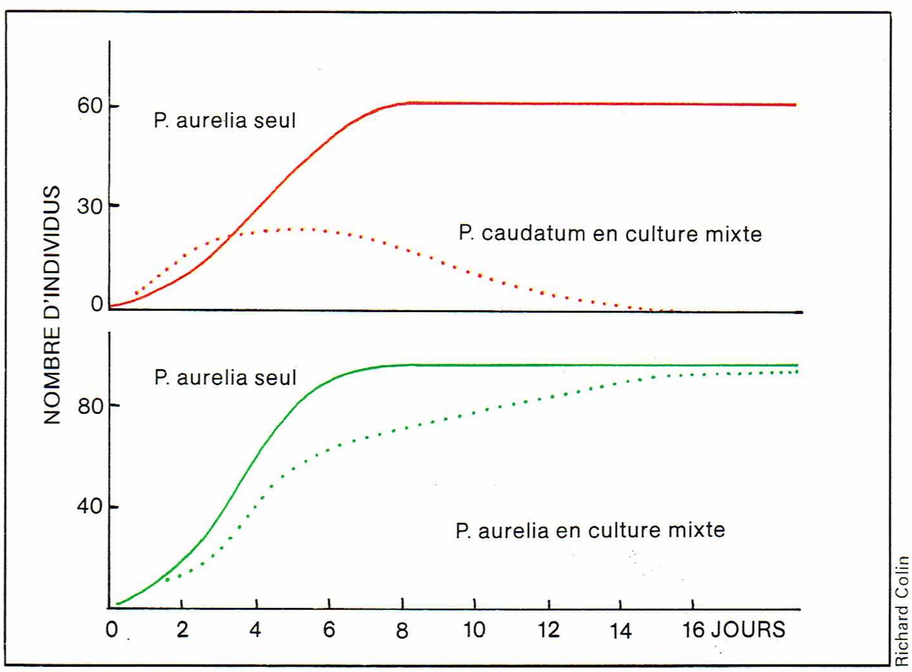
Variation et sélection

Au sein d'une population, on observe toujours une certaine hétérogénéité, ou polymorphisme. Une partie de cette variation est due au modelage au cours du développement par les facteurs du milieu (nourriture, température, etc.) ; elle est surtout liée aux variations spatiales et temporelles de ces facteurs : c'est la variation dite *phénotypique*, non héréditaire. On l'oppose à la variation *génotypique*, qui est due à des différences se transmettant



▲ *Représentation graphique de la croissance en culture mixte de* **Paramecium caudatum** *: en haut, dans un milieu homogène sans immigration ; au centre, dans un milieu hétérogène sans immigration ; en bas, dans un milieu homogène avec immigrations périodiques (Gause, 1934).*

▼ **Courbes de croissance** *de* **Paramecium caudatum** *et de* **Paramecium aurelia** *en culture pure et en culture mixte. Dans ce dernier cas,* **Paramecium caudatum** *est éliminé (d'après Gause).*





A. Girod



A. Girod

▲ *Chez l'escargot des bois,* Cepaea nemoralis, *on rencontre de nombreuses formes de couleur qui conditionnent chacune un type de prédateurs; ceux-ci sont donc un agent sélectif parmi les différents génotypes. Ici, deux variations de la coquille de ce Mollusque Gastéropode.*

héréditairement. Au niveau d'une population, l'ensemble des caractères génétiques n'est pas fixe; il peut être modifié par le jeu des mutations, des recombinaisons lors des phénomènes sexués et, parfois, par les apports externes venant d'autres populations *(introgression)*. A tout moment, intervient aussi pour modifier ce pool génétique le phénomène de sélection, qui, par l'action de divers facteurs du milieu, élimine certains caractères, ne conservant que ceux qui permettent une meilleure adaptation au milieu. La loi de base de la génétique des populations, la loi de Hardy-Weinberg (1908), permet de prévoir, dans le cas le plus simple possible, comment s'effectue la transmission des génotypes au cours des générations successives. Elle s'énonce ainsi : « Dans une population pour laquelle les croisements se font au hasard ne présentant ni sélection, ni mutation et d'effectif élevé, la proportion des gènes et des génotypes est, d'une génération à l'autre, absolument constante. » Cette loi ne peut s'appliquer directement à des populations naturelles; on essaye d'envisager comment elle se modifie dans certains cas : influence d'une seule mutation irréversible, influence d'une mutation réversible, effet de la sélection seule en l'absence de mutations, influence combinée de la sélection et de la mutation. La loi s'exprime alors sous une forme modifiée par l'adjonction de coefficients divers.

Quelques cas observés dans la nature s'expliquent assez facilement par l'interaction de la mutation et de la sélection. Par exemple, l'acquisition de la résitance aux insecticides chez certaines espèces d'Insectes est une adaptation rapide, qui se déroule à notre échelle d'observation scientifique directe. Le DDT et plusieurs de ses dérivés ont eu, au début de leur emploi, une action destructrice très puissante, mais celle-ci a ensuite diminué considérablement. Ainsi, le pou du corps, vecteur du typhus, avait été éliminé de Naples en 1944 par le DDT, et ce dernier avait été utilisé avec succès au Japon et en Corée en 1945-1946; par contre, son emploi s'est révélé inefficace en 1948, contre une épidémie de typhus en Espagne, et on estime qu'en 1957, le pou du corps résistait à l'action du DDT pratiquement partout. Parmi les anophèles, vecteurs de paludisme, et des mouches, vecteurs de dysenteries, on rencontre aussi des souches résistantes. Un cas très similaire de résistance, mais à un virus cette fois, est celui de la myxomatose. Cette maladie existait à l'état latent en Amérique; son introduction en Australie et en Europe y provoqua de véritables hécatombes, mais les survivants constituent maintenant des populations en accroissement lent et résistantes à cette maladie.

Un autre exemple d'adaptation aux conditions du milieu, qui illustre la notion de micro-évolution se déroulant sous nos yeux, est celui d'un papillon : le phalène du bouleau *(Biston betularia)*. Ce papillon était connu sous une forme blanche légèrement tachée de noir : posés sur des écorces de bouleaux, les adultes étaient alors difficilement repérables. En 1848, près de Manchester, dans une zone industrielle aux murs et arbres noircis par les fumées, on trouva une forme foncée; peu à peu, dans toutes les zones fortement industrialisées, cette forme devint de plus en plus abondante par rapport à la forme claire, au point de la supplanter totalement. Dans ces régions, on a montré expérimentalement que la prédation par les Oiseaux est moindre pour les formes sombres. On pense que la forme sombre existait initialement en très faibles proportions (de l'ordre de 1 %); par le jeu de la sélection naturelle cette forme aurait supplanté la forme claire, dont la fréquence au bout de 50 ans n'est plus à son tour que de l'ordre de 1% dans ces zones industrielles. Ce cas n'est pas isolé : plus de 60 espèces des zones industrielles présentent aussi des formes foncées.

Chez l'escargot des bois, *Cepaea nemoralis,* on rencontre de nombreuses formes de couleur jaune, rose ou brune et comportant un nombre variable (0 à 5) de bandes brun foncé. Leurs prédateurs sont divers : grives, écureuils et autres petits Rongeurs. On a montré que les grives consomment beaucoup plus d'individus roses au moment du développement de la végétation au printemps, alors que les individus jaunes diminuent en proportion dans la consommation au fur et à mesure que la végétation verdit. Si l'on effectue un inventaire selon les milieux, on constate une plus grande abondance d'individus jaunes sur les substrats verts, et d'individus roses ou bistre sur les sols de couleur brune. Les prédateurs sont donc un agent sélectif parmi ces différents génotypes. Toutefois, il ne s'agit probablement pas du seul facteur; il a également été établi que les formes ne présentant pas de bandes et les formes jaunes étaient plus résistantes aux fortes températures : le facteur température aurait donc aussi un rôle sélectif. La difficulté dans ce type d'étude est d'appréhender le plus grand nombre possible de facteurs susceptibles d'intervenir et d'en apprécier la relative importance dans les phénomènes de sélection.

En règle générale, « des populations ou des espèces qui occupent des habitats très divers, ou un milieu hétérogène et fluctuant, sont plus polymorphes que celles qui vivent dans des milieux uniformes ou qui sont spécialement adaptées à des conditions écologiques étroites » (Binder, 1972). De plus, les mutations sont en réalité pour la plupart nuisibles au développement, à la reproduction et à la capacité de survie des individus qui sont porteurs du génome contenant la mutation. A cet égard, C. Petit et G. Prévost (1967) écrivent : « La plupart des mutations sont éliminées par la sélection, cette élimination étant d'autant plus active que l'espèce est plus ancienne et mieux adaptée à son milieu; alors qu'une espèce en cours d'expansion rencontre de nouveaux milieux pour lesquels les mutations nouvelles peuvent se révéler favorables, une espèce ancienne a déjà subi un nombre considérable de mutations, parmi lesquelles la sélection a pu choisir, de sorte que les nouveautés ont de fortes chances d'être néfastes donc éliminées. »



▲ *La variation à l'intérieur d'une espèce s'exprime selon deux formes : une variation phénotypique à laquelle correspondent des* **accommodats,** *une variation génotypique, à laquelle correspondent des* **écotypes;** *pour* **Achillea millefolium,** *on compte ainsi onze écotypes climatiques.*

Variation et plasticité écologique

La variation à l'intérieur d'une espèce selon les conditions écologiques stationnelles s'exprime selon les deux modes déjà cités :

— une variation phénotypique, qui n'est pas héréditaire et représente une accommodation à certains caractères particuliers de l'habitat local : les formes ainsi adaptées sont nommées *accommodats;*

— une variation génotypique provenant de la différenciation de génotypes différents caractérisant de véritables races écologiques, ou *écotypes,* dont les caractères sont héréditaires.

Certaines espèces manifestent une grande plasticité et prennent des formes relativement faciles à distinguer sous diverses influences : l'éclairement (*Teucrium scorodonia,* Labiées), l'humidité de l'air (épine-vinette), l'immersion ou la vie aérienne (diverses renoncules, diverses Ombellifères). On reconnaît que de telles formes sont des *accommodats,* car une forme donnée cultivée dans un autre milieu prend, dans les organes qu'elle développe à partir de ce moment-là, la morphologie qui correspond à cet habitat. Ces espèces manifestent, par leur souplesse d'adaptation morphologique, à laquelle est liée aussi une adaptation physiologique, une large amplitude de tolérance vis-à-vis de certains facteurs du milieu. Au contraire, d'autres espèces, incapables de cette souplesse, sont inféodées à un seul milieu très particulier et à conditions strictes.

Il arrive aussi que, pour une même espèce, il existe une variation selon un gradient géographique, dû à un facteur écologique, par exemple la température, et que la pression de sélection s'exerce elle-même de plus en plus fortement d'un point à l'autre de la zone concernée. Les caractères d'adaptation au facteur présentent également une variation progressive : on appelle une telle variation à peu près régulière un *cline* (Huxley, 1938) et, plus précisément, *écocline* s'il est établi que la variation est liée à un gradient écologique. Ainsi, *Rana pipiens,* une grenouille d'Amérique, présente de nombreuses formes adaptées aux conditions de température permettant sa reproduction et son développement; la période de reproduction dans le Nord, au Canada, se situe en mai-juin, alors qu'elle est plus précoce (avril) près de New York et qu'elle s'étend sur toute l'année en Floride. A une température de 28 °C, les œufs de grenouilles au Canada se développent en 50 h, alors qu'il suffit de 42 h pour ceux de Floride; au contraire, aux températures plus basses, à 12 °C par exemple, les œufs des formes du Canada se développent en 325 h contre 430 h pour ceux des formes de Floride. Gregor, en 1939, a montré que chez le plantain maritime *(Plantago maritima)* il existait un écocline en liaison avec les conditions climatiques et les conditions de salinité : la variation porte dans ce cas sur des caractères morphologiques et physiologiques qui commandent la croissance en fonction de la teneur en sel du sol. Burt, en 1954, a établi l'existence d'un cline chez le Rongeur *Neofiber alleni,* se traduisant par une variation dans la coloration de cet animal du nord au sud de la péninsule de la Floride.

Il est souvent possible d'établir parmi des formes observées dans un cline des distinctions les séparant les unes des autres, car la variation présente alors une certaine discontinuité : on est en présence de races écologiques, ou *écotypes.* A partir de la définition et des travaux de Turesson, qui est le créateur de ce terme (1922-1930), Lemée, en 1967, définit les écotypes comme « des formes plus ou moins distinctes morphologiquement, séparées les unes des autres par une discontinuité dans la variation, et adaptées à des habitats différents bien qu'elles soient capables de s'hybrider ». Ce qui permet de les différencier

▶ *Différentes formes d'adaptation phénotypique, ou accommodats, de* **Potentilla glandulosa** *selon les conditions du milieu : A, en climat sec, au soleil; B, en climat sec, à l'ombre; C, en climat humide, au soleil; D, en climat humide, à l'ombre.*

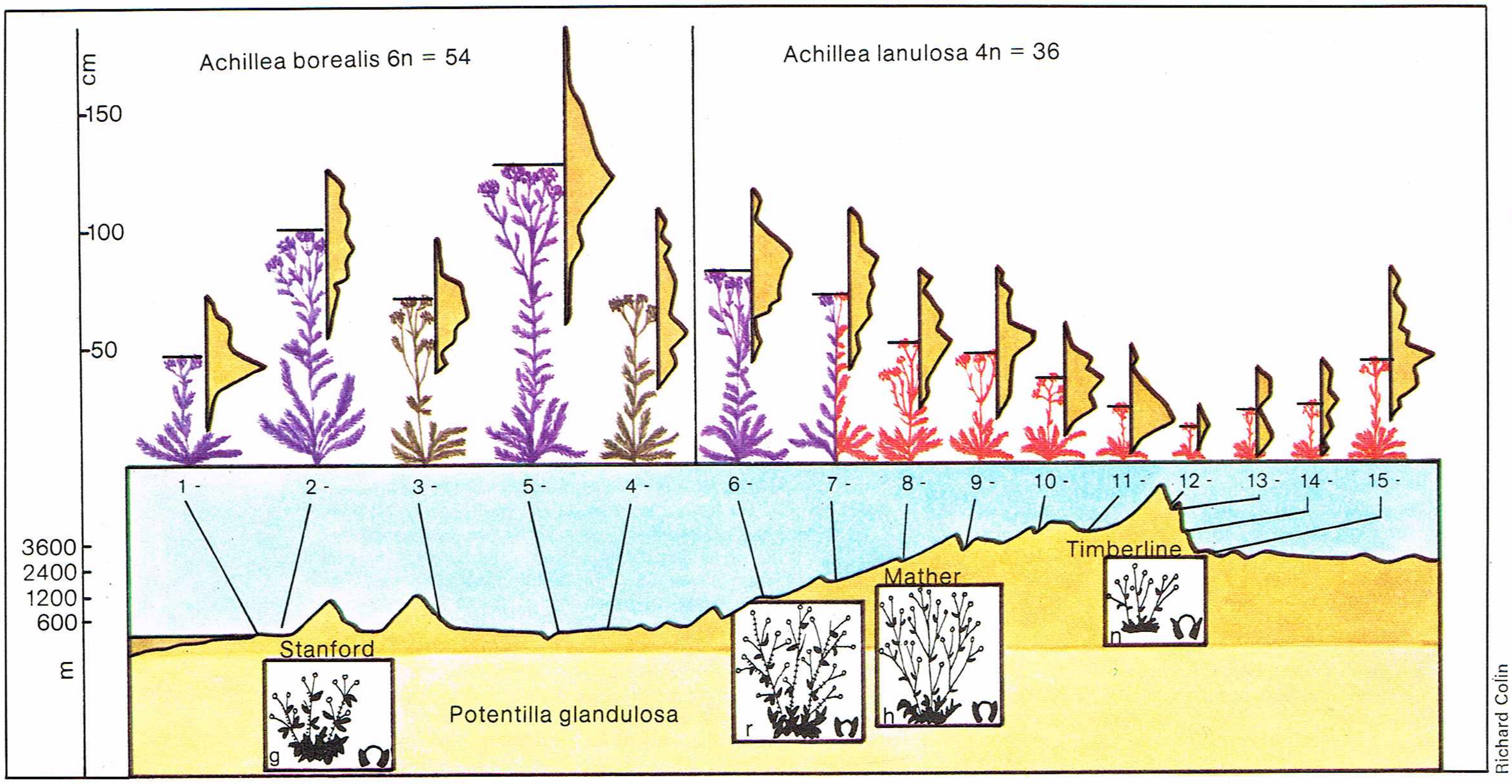


▼ *Localisation sur un transect en Californie des écotypes d'***Achillea borealis** *et* **lanulosa**, *et de ceux de* **Potentilla glandulosa**. *En violet, plantes toujours vertes; en jaune, organes aériens mourant l'été; en rouge, organes aériens mourant l'hiver; en ocre, diagrammes de fréquence de la taille des individus (d'après P. Duvigneaud;* **la Synthèse écologique.** *Doin).*

facilement des accommodats, c'est qu'une forme issue d'un milieu A, cultivée dans un milieu B de conditions différentes, voit sa croissance fortement réduite et, à plus ou moins long terme, ne peut se maintenir : cela montre qu'il y a une adaptation à des conditions écologiques précises et donc une amplitude de tolérance réduite.

La culture, en un même lieu, de différentes formes de provenances différentes peut aussi montrer la conservation de certains caractères morphologiques, lesquels apparaissent donc comme héréditaires. On s'aperçoit cependant qu'il n'est pas aisé d'apprécier le degré de discontinuité de la variation et que, dans certains cas, les discontinuités sont faibles; les écotypes doivent alors être considérés comme des éléments particuliers d'un écocline. Outre les travaux de Turesson et de Gregor, une étude de Clausen et son école (1940) est devenue très classique dans ce domaine. Des échantillons d'*Achillea millefolium* (Composée) ont été recueillis le long d'un transect ouest-est à travers la sierra Nevada, sur lequel étaient établies un certain nombre de stations de transplantation. Pour *Achillea millefolium,* on compte onze écotypes climatiques, dont quatre pour la sous-espèce *A. borealis* et sept pour la sous-espèce *A. lanulosa;* les formes de plaine sont généralement plus grandes que les formes de montagne, qui sont pratiquement naines à très haute altitude.

Des écotypes climatiques ont été mis en évidence pour de nombreuses espèces : MacMillan a noté que parmi huit genres d'arbres en Amérique *(Acer, Betula, Fraxinus, Prunus, Ulmus, Carix, Picea, Pseudotsuga)* on comptait 50 espèces présentant des écotypes, dont des écotypes dits photopériodiques pour lesquels la durée relative du jour et de la nuit influence la levée de dormance des semences. Mooney et Billings, en 1961, ont comparé sous plusieurs aspects physiologiques (photosynthèse, respiration, etc.) deux formes d'*Oxyria digyna* (Polygonacées), l'une issue de la toundra subarctique, l'autre



des montagnes du Colorado; les différences mises en évidence montrent une meilleure adaptation des deux formes à leur habitat respectif. Il est possible d'étudier de façon détaillée sur le plan éco-physiologique des formes inféodées à des groupements différents phytosociologiquement, comme cela a été réalisé par Guinochet et Lemée, en 1950, pour la molinie (*Molinia coerulea*, Graminées) ou pour la cardamine des prés (C. Souchon, 1971-1972). Certains écotypes sont des formes adaptées aux caractères du sol : on parle d'*écotypes édaphiques* par exemple, la fétuque ovine présente deux formes distinctes, l'une vivant sur calcaire, l'autre sur silice.

De tels travaux montrent l'importance des facteurs écologiques au niveau de la différenciation des formes et apportent quelques éléments concernant les processus adaptatifs.

Le processus général de la mutation et de l'introgression (apport génétique venant d'autres populations) auxquelles s'ajoutent la sélection, le changement de fréquence des gènes et la recombinaison liée aux phénomènes sexués, entraîne une variation. Cette variation fait apparaître la plupart des espèces comme un ensemble de populations, ou de formes interfertiles, dont chacune est adaptée à des conditions écologiques données. On parle alors d'espèce *polytypique*, comprenant plusieurs races, ou sous-espèces, ou écotypes... Pour distinguer les espèces les unes des autres, on insiste sur les phénomènes aboutissant à l'isolement reproductif. Il peut y avoir isolement génétique si les génomes ne sont pas compatibles : il ne peut alors se former d'hybrides et, s'il s'en forme, ils ne sont pas viables ou sont stériles. L'isolement est parfois mécanique : par exemple, la morphologie des parties génitales ne permet pas l'accouplement. L'isolement se réalise aussi pour des raisons écologiques, soit dans le cas où des populations vivent dans la même région mais ont des habitats différents, soit dans le cas où, vivant dans le même milieu, elles sont sexuellement mûres à des époques différentes. Enfin, le comportement (caractère éthologique) intervient si, par exemple, les pariades sexuelles sont inadaptées d'une espèce à l'autre, si les phérhormones attractives ne jouent pas leur rôle... De fait, c'est seulement à partir de populations occupant des zones différentes (allopatriques) que se différencient des espèces car « la condition essentielle d'une spéciation est un isolement géographique, ou tout du moins spatial prolongé » (Binder, 1967).

La notion de niche écologique

De cette façon, des espèces de même origine et proches d'un point de vue systématique sont susceptibles de rester isolées géographiquement; cependant, si leurs aires se chevauchent à un moment ou à un autre elles risquent d'entrer en compétition pour l'espace, les sources de nourriture, et cela d'autant plus fortement que ces espèces sont plus semblables dans leur besoin. C'est Darwin qui, dans l'*Origine des espèces*, a mis l'accent sur cette situation qui entraîne généralement l'élimination d'une des deux espèces concurrentes ayant le même mode de vie. Ce phénomène a été considéré comme une loi : c'est le *principe de Gause* ou *principe d'exclusion compétitive;* en effet, les travaux de Gause fournissent des éléments de confirmation expérimentale. Cela conduit aussi à la conclusion qu'une seule espèce, présentant un ensemble particulier de caractères biologiques et de réponses aux facteurs physiques et chimiques, est adaptée à un habitat donné. L'ensemble des paramètres définissant l'habitat est appelé *niche écologique* de l'espèce et chaque niche ne peut donc être occupée que par une espèce; le terme niche écologique a probablement été proposé pour la première fois par Grinnel en 1917, mais ce sont les écrits d'Elton (1927) qui ont entraîné la diffusion du mot dans le langage scientifique. Il faut remarquer que la définition adoptée s'éloigne du concept spatial, qui rapporte la niche à un endroit donné, et conduit plutôt à envisager un sens rappelant les multiples relations avec le milieu ou un sens fonctionnel. Odum utilise une comparaison particulièrement significative : « L'habitat d'une espèce correspond à son adresse, alors que la niche écologique correspond à sa profession, c'est-à-dire à son rôle dans l'écosystème. » Dajoz (1974) rappelle quelques autres définitions : « Avec Hutchinson (1947), on peut considérer la niche écologique comme recouvrant l'ensemble des facteurs du milieu qui agissent sur un être vivant. On peut l'assimiler, d'un point de vue



D'Huison

▲ ***L'importance des facteurs écologiques au niveau de la différenciation des formes et des processus adaptatifs a été étudiée, notamment, sur* Molinia coerulea.**

théorique, à un hypervolume à n dimensions défini par des coordonnées dont chacune représente un facteur du milieu. »

La notion de niche écologique est très importante pour comprendre, d'une part le rôle de chaque espèce au sein de l'écosystème, d'autre part la signification de certains processus évolutifs. Le nombre de niches écologiques dans un habitat donné est fonction non seulement de la richesse en espèces due à l'évolution passée mais aussi de la productivité de l'habitat : les régions tropicales ont ainsi une bien plus grande diversité spécifique que les régions arctiques, dont la productivité est plus basse.

La règle d'unicité de la niche écologique, que l'on pourrait résumer par la formule : « une niche-une espèce », paraît quelquefois *a priori* ne pas être respectée; par exemple, sur les côtes d'Angleterre, deux espèces de cormorans *(Phalacrocorax carbo* et *Phalacrocorax aristotelis)* vivent dans le même milieu et pêchent ensemble :

▶ *La règle d'unicité de la* niche écologique, *« une niche — une espèce », est rarement transgressée; ainsi les deux espèces de cormorans,* Phalacrocorax aristotelis, *ci-contre,* et Phalacrocorax carbo, *ci-dessous, qui vivent dans le même milieu et pêchent ensemble, plongent, en réalité, à des profondeurs différentes et ne consomment pas les mêmes proies.*

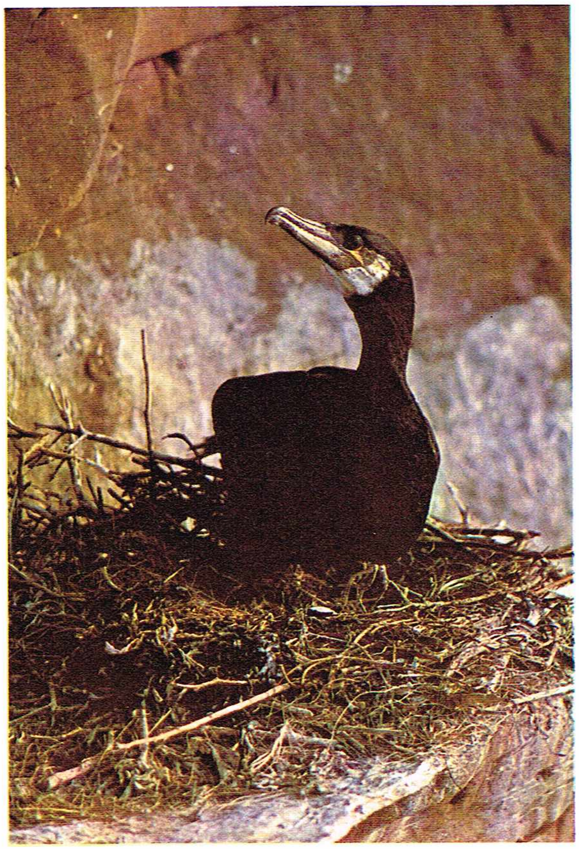


Ziesler - Jacana

en réalité, une étude attentive montre qu'ils ne plongent pas à la même profondeur et ne consomment pas les mêmes proies. De même, pour des espèces de drosophiles vivant sur les mêmes fruits, le régime alimentaire composé de Levures et de Bactéries n'est pas constitué des mêmes espèces.

La compétition joue un grand rôle dans la délimitation des niches écologiques; en l'absence d'un occupant, une espèce voisine peut coloniser les habitats correspondants. Ainsi, à Terre-Neuve, le lièvre arctique, qui est une espèce de la toundra, avait aussi envahi la forêt en l'absence du lièvre américain, qui occupe normalement cet habitat; lorsque, plus tard, cette dernière espèce a été introduite, elle a réoccupé la forêt, sa niche écologique, en chassant le lièvre arctique (Cameron, 1958).

L'occupation des diverses niches écologiques d'un habitat est étroitement liée à l'évolution des espèces, sous l'influence des phénomènes de sélection par les facteurs du milieu, y compris le facteur biotique de la compétition. La meilleure illustration de cette liaison est encore fournie par les travaux de Darwin réalisés lors de l'expédition, faite au début du XIXe siècle, aux îles Galapagos. Ces îles, d'origine volcanique, auraient été formées il y a environ un million d'années, et sont depuis restées isolées du continent américain. La colonisation s'est réalisée vraisemblablement par l'apport extérieur d'un nombre restreint d'espèces et par une différenciation sur place à partir de celles-ci. Darwin a plus spécialement étudié le cas des pinsons, chez lesquels il a recensé une trentaine d'espèces. En général, ce groupe comprend uniquement des insectivores; aux Galapagos, au contraire, il y a une adaptation à des régimes très différents et, corrélativement, des formes de becs très diverses selon les espèces. Il s'est produit une diversification adaptative, ou *radiation adaptative,* qui a permis une adaptation précise aux diverses niches écologiques disponibles. A une échelle différente, celle du continent australien, le même phénomène a eu lieu : à partir du grand groupe des Marsupiaux se sont différenciées de nombreuses formes, qui sont les équivalents écologiques de celles que l'on rencontre sur les autres continents parmi les Mammifères placentaires. C'est pourquoi certaines introductions de formes étrangères en Australie se sont révélées particulièrement catastrophiques : des espèces végétales ou animales introduites se sont trouvées en concurrence avec les espèces indigènes, susceptibles de les éliminer et d'occuper leur niche. D'autres formes, comme les prédateurs, n'étaient pas adaptées à ces situations nouvelles et, l'action perturbante de l'homme s'y ajoutant, on a assisté à des proliférations excessives.



Binois - Pitch

▶ *Le grand cormoran,* Phalacrocorax carbo.

SYNÉCOLOGIE

Contrairement à l'auto-écologie, qui envisage les relations entre une espèce donnée, végétale ou animale, et le milieu où elle vit, la *synécologie* concerne essentiellement l'ensemble du peuplement d'une zone déterminée de la biosphère. Elle a pour but l'étude de la composition, de la structure et du fonctionnement des ensembles d'organismes peuplant un milieu déterminé.

Dans les conditions naturelles, les organismes vivent en commun, formant des ensembles souvent très complexes où cohabitent végétaux, animaux et micro-organismes. Ces ensembles peuvent être qualifiés de *communautés*.

Étude des communautés, ou biocénoses

En 1967, G. Lemée a ainsi défini la notion d'organisme et de communauté : « De même qu'un organisme n'est pas une simple juxtaposition de tissus et d'organes, mais une entité pourvue de propriétés que ne possèdent pas ses constituants séparés, une communauté d'organismes est une entité nouvelle qui n'est pas la simple rencontre fortuite d'individus, mais possède une structure, un fonctionnement et une évolution propres. »

Il faut, en écologie particulièrement, toujours être attentif à la notion d'échelle : en effet, dans son sens le plus large, on peut qualifier de *communauté biologique* un vaste ensemble apparemment homogène, tel que la forêt caducifoliée européenne, la savane arbustive africaine ou la toundra arctique. Du point de vue botanique, ces communautés correspondent à ce que l'on appelle des *formations végétales,* qui sont définies par leur physionomie générale seulement. On qualifie actuellement de *biome* l'ensemble du peuplement animal et végétal que renferment ces formations. L'étude des principaux biomes donnera lieu à un développement ultérieur.

En fait, l'homogénéité de ces vastes peuplements n'est qu'apparente et cache une grande diversité. Une analyse à plus grande échelle fait apparaître des groupements homogènes d'individus de différentes espèces, qui peuvent être définis avec précision. Ces communautés plus restreintes peuplant un milieu donné forment ce que l'on appelle des *biocénoses.* La description précise de ces biocénoses rencontre de grandes difficultés, suscitées par des causes diverses :

— la grande diversité taxonomique des populations, dont un inventaire complet exige la collaboration de nombreux spécialistes (botanistes, zoologistes, microbiologistes) ;

— la mobilité dans l'espace des populations animales, qui présente des problèmes d'échantillonnage ;

— les variations de la composition des populations, dans l'espace et dans le temps, qui posent un problème de délimitation et de classification.

De nombreuses relations, de nature essentiellement énergétique, s'établissent entre les différentes espèces de ces peuplements.

Le fonctionnement de ces ensembles complexes que sont les écosystèmes sera abordé plus loin. Nous traiterons successivement de la délimitation et de la structure, des méthodes d'étude, de la classification et enfin de l'évolution des communautés, ce qui nous permettra d'envisager finalement leur représentation cartographique.

Délimitation des communautés

La délimitation d'une communauté peut se fonder sur trois types de critères :

— Les *critères physionomiques* permettent de délimiter des surfaces portant une couverture végétale d'aspect uniforme. Cette uniformité apparente, qui se conserve au fil des saisons et ne tient pas compte de l'identification des espèces, est due à une coexistence dans les mêmes proportions d'espèces de types biologiques différents. Cela conduit à la notion déjà précisée de *formation.* Ce type de communauté est évidemment le plus facile à identifier et à délimiter dans la nature ; tout le monde connaît, par exemple, les pelouses alpines formées uniquement de plantes herbacées, la garrigue méditerranéenne aux buissons épineux et aux plantes herbacées



Archives P 2

▲ *Une* savane arbustive *africaine, constituée d'une strate herbacée, serrée, de hautes Graminées dans laquelle sont parsemés des arbres à feuillages épars et des arbustes xérophiles, représente une* communauté biologique.

▼ *Exemple de pâturage alpin, caractérisé par* Ranunculus montanus *;* *cette* communauté *est ici aisément identifiable. par la présence de cette plante dominante, surtout au moment de sa floraison.*



T. Sacco

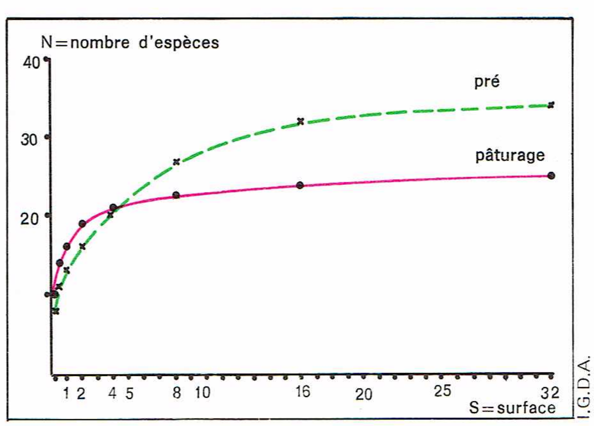
souvent odoriférantes, le chaparral californien aux fourrés d'arbustes à feuilles persistantes, les forêts tropicales humides à forte densité d'arbres aux dimensions impressionnantes, etc.

— Les *critères taxonomiques,* c'est-à-dire concernant la classification systématique des individus, permettent de décrire avec une grande précision les biocénoses. Les individus ne sont pas disposés au hasard dans le milieu, et les naturalistes savent bien que certaines plantes vivent ensemble dans les mêmes types de station. De l'existence de ces groupements de plantes découle la notion d'*association végétale.* L'étude des associations végétales fait l'objet d'une discipline particulière : la *phytosociologie.* Aux associations végétales peuvent parfois se superposer des *associations animales* qui en sont étroitement dépendantes : c'est le cas des groupements d'individus de différentes espèces animales phytophages et peu mobiles (parmi les Insectes, les Arachnides et les Gastéropodes par exemple).

— Une autre méthode de délimitation de surfaces homogènes fait appel aux *caractéristiques physico-chimiques* du milieu. Mais ce procédé présente de grandes difficultés en raison de la masse des mesures à entreprendre. Ces critères de délimitation sont utilisés surtout par ceux qui se refusent à connaître la systématique nécessaire ou à reconnaître l'existence des associations d'organismes, ce qui entraîne souvent une grande perte de temps, d'énergie et de moyens matériels, car, en définitive, les résultats sont pratiquement les mêmes que ceux obtenus avec les critères taxonomiques, notamment par les phytosociologues. Cela prouve que les combinaisons d'organismes sont liées à des conditions de milieu homogènes et réciproquement.

Les limites entre les communautés sont parfois très nettes, surtout lorsqu'elles sont liées à l'influence humaine; c'est le cas, par exemple, de la limite entre une forêt et une prairie ou une culture, entre une surface incendiée et une surface intacte. Cependant, les limites entre deux communautés voisines sont souvent plus subtiles et, les critères physionomiques ne suffisant plus, il faut faire appel aux critères taxonomiques pour les établir. Pour délimiter et tester l'homogénéité d'une surface apparemment uniforme floristiquement, les phytosociologues dressent la liste exhaustive des espèces appartenant aux végétaux vasculaires. Cette liste constitue alors un *relevé.*

Supposons que sur cette surface s (1 m^2 par exemple), on observe n espèces. En doublant cette surface de départ, c'est-à-dire sur $2\ s$, on observe n' espèces nouvelles : la liste totale d'espèces est donc $n + n'$. En doublant à nouveau la surface, on trouve n'' espèces nouvelles sur $4\ s$, et ainsi de suite. Il est alors possible de construire un graphe, dit *courbe aire-espèces,* ayant les surfaces pour abscisses et les nombres d'espèces correspondants pour ordonnées. Pour tous les types de groupements végétaux, la courbe obtenue présente la même allure. Le premier point de forte courbure obtenu correspond à l'*aire minimale,* c'est-à-dire à la surface sur laquelle on observe la quasi-totalité des espèces de la communauté considérée. Le deuxième point de forte courbure obtenu correspond à l'*aire maximale* de la surface floristiquement homogène. La forte augmentation du nombre d'espèces observée à partir de ce moment-là indique que l'on sort de la surface homogène et que les nouvelles espèces rencontrées appartiennent à une communauté adjacente à la première.



▶ ***Représentation graphique de courbes aire-espèces pour deux types de groupements végétaux : courbe en rouge, pâturage ; courbe en vert, pré. On observe que, pour le premier, le point de courbure, correspondant à l'aire minimale, est atteint au point 5 d'abscisse alors que, pour le second, cette aire minimale se situe au point 20.***

Outre l'aire minimale, cela donne donc une idée de la surface maximale et de la délimitation d'un groupement. Pour qu'un relevé soit suffisamment représentatif d'une zone floristiquement homogène, il doit être réalisé sur une surface au moins égale à l'aire minimale et évidemment inférieure à l'aire maximale. L'aire minimale fluctue considérablement suivant le type de groupement considéré : de quelques mètres carrés pour une pelouse, à plusieurs centaines de mètres carrés pour des groupements forestiers.

Dans la nature, la zone de contact entre deux biocénoses adjacentes est un *écotone;* les effets de lisière peuvent y être fort importants. Parfois, deux groupements voisins se fondent partiellement l'un dans l'autre sans qu'il y ait entre eux de limite bien tranchée, à cause de la modification progressive selon un gradient d'un facteur écologique important, tel que le changement de climat avec l'altitude ou la variation d'humidité le long d'une pente. Certains écologistes ont reconnu là non des groupements juxtaposés, mais une variation continue de la végétation, qu'ils appellent un *continuum.* En réalité, une analyse précise de la flore effectuée sur des surfaces assez restreintes pour qu'elles aient des chances d'être uniformes fait apparaître une discontinuité relative. Il y a donc opposition entre deux conceptions différentes de l'organisation du tapis végétal.

Il faut noter que sur une surface homogène quant à sa composition en plantes vasculaires peuvent se trouver plusieurs communautés végétales de rang inférieur et plus ou moins dépendantes de la première : c'est le cas des groupements de plantes épiphytes des arbres d'une forêt et des groupements de Mousses, de Lichens ou de Champignons, dont il convient, dans la plupart des cas, de faire une étude séparée de celle des végétaux supérieurs. Un tel assemblage représente une *phytocénose.*

Comme on le voit, l'homogénéité floristique ou faunistique d'une surface donnée est une notion tout à fait relative, d'où l'importance en écologie de préciser l'échelle de travail envisagée.

La composition spécifique des communautés

La première étape de l'étude de la composition spécifique d'une communauté consiste évidemment à faire l'inventaire des espèces, tant animales que végétales. Cela est généralement possible lorsque l'on se limite aux organismes macroscopiques, mais il est extrêmement difficile de donner une liste des espèces microscopiques (Algues et Champignons microscopiques, Bactéries, Protozoaires, etc.), leur systématique demandant une spécialisation très poussée.

Un autre problème important réside évidemment dans l'échantillonnage et le prélèvement des organismes. C'est pourquoi la majeure partie des travaux actuels ne prend en considération qu'une fraction du peuplement de la communauté considérée : ainsi, on décrit des associations végétales correspondant à la phytocénose, des associations animales correspondant à la zoocénose, parfois même on ne décrit que les associations des espèces d'un seul groupe : associations de Diatomées, de Protozoaires Thécamœbiens, de Collemboles, de Mollusques, d'Insectes ou d'Oiseaux par exemple.

Cette première étape de simple description qualitative des espèces d'une communauté n'est pas toujours suffisante, comme le souligne M. Lamotte (1970) : « Les recherches de l'écologie moderne sur les bilans énergétiques des écosystèmes ou sur les équilibres entre espèces exigent une connaissance plus exhaustive de la structure démographique des différentes populations animales et végétales, c'est-à-dire le nombre des individus aux différents stades de développement, et les biomasses qu'ils représentent. » Aussi, a-t-on tenté de développer un ensemble de techniques permettant de déterminer soit par recensement complet, soit plus souvent par échantillonnage, la composition exacte de la biocénose.

Les techniques qui permettent, sur le terrain, de recenser les populations et de définir avec précision un peuplement animal sont nombreuses et diverses; mais elles sont toujours difficiles à employer et ne sont jamais sûres.

— En *milieu aquatique,* certains appareils enferment une quantité donnée de liquide, et le tri des organismes



Fratelli - Montacchini

(obligatoirement de petite taille) est fait ensuite au laboratoire, après fixation au formol par exemple. La précision de l'analyse est alors satisfaisante, mais le volume étudié nécessairement très réduit. Une autre technique utilise des filets, qui, traînés sur une distance déterminée, retiennent les organismes présents dans le volume ainsi filtré ; l'imprécision provient alors du volume d'eau prospecté et de la perte d'animaux par fuite ; bien entendu, des filets différents doivent être adaptés aux différentes catégories de tailles des organismes, la méthode pouvant s'appliquer aussi bien au plancton qu'aux Poissons.

— Dans le *milieu endogé*, le prélèvement d'un volume déterminé de sol est aisé. Diverses techniques permettent ensuite d'en extraire de façon plus ou moins complète les habitants (Collemboles et Acariens, Nématodes, etc.), mais les volumes de sol étudiés restent minimes, de sorte que pour des organismes plus grands, comme les lombrics, la technique n'est plus utilisable.

— Enfin, le peuplement animal des *biocénoses terrestres* est le plus difficile à étudier. Dans le cas des forêts il est même pratiquement inaccessible à un recensement, même approximatif. Seuls les biotopes herbacés ou peuplés d'arbrisseaux sont susceptibles de faire l'objet d'une analyse répondant à une précision raisonnable si l'on emploie un jeu de méthodes diverses : le filet-fauchoir, le sélecteur se refermant sur des herbes ou des branches, l'aspirateur, le cylindre projeté sur le sol, les pièges à succion, auxquels il faut ajouter les carrés de ramassage et surtout les *biocénomètres*, cages sans fond que l'on place sur le sol et à l'intérieur desquelles se fait la collecte. Bien entendu, la surface prospectée doit être en rapport avec la taille des organismes ramassés : les petites surfaces permettent un bon échantillonnage des petites espèces, les grandes surfaces un bon échantillonnage des grandes espèces. Avec des surfaces suffisamment grandes, de bons résultats peuvent être obtenus dans la collecte des Reptiles et des petits Mammifères, lorsqu'on dispose d'une équipe suffisamment nombreuse.

Lorsque ces méthodes sont inapplicables, une grande variété de pièges de tous ordres permet d'obtenir au moins des indices d'abondance des espèces. Parmi ces pièges, citons seulement les trappes et fosses, appâtées ou non, les pièges adhésifs (type papier « tue-mouches »), les abris-pièges, les pièges lumineux, les pièges chimiques olfactifs, les pièges à eau (assiettes colorées), etc. Tous présentent le défaut majeur d'être extrêmement sélectifs et donc de donner une idée très déformée de la biocénose.

Il est évident que toutes les communautés d'un même type ne présentent pas la même diversification en espèces. Dans le cas des associations de végétaux vasculaires, signalons, par exemple, que les associations se trouvant dans certains milieux extrêmes : eaux courantes, fentes de rochers, sols très meubles, milieux très pollués, sont toujours d'une très grande pauvreté en espèces.

Structure spatiale des communautés

Les différents organismes qui vivent dans une communauté n'y sont pas mélangés en vrac. En effet, ils occupent dans l'espace correspondant des emplacements la plupart du temps bien définis, qui peuvent être variables dans le temps, s'il s'agit d'organismes animaux mobiles bien entendu. La répartition des organismes au sein d'une communauté peut y être envisagée sur un plan horizontal d'une part, selon un axe vertical d'autre part.

Structure horizontale d'une communauté

La structure horizontale d'une communauté s'exprime principalement par l'abondance-dominance, la sociabilité, la notion de mosaïque et le type de distribution des individus d'une même espèce.

L'*abondance* d'une espèce fait appel à la densité des individus de celle-ci dans la communauté envisagée ; elle relève donc de l'étude de sa composition spécifique ; par contre, la *dominance*, utilisée surtout pour les végétaux, est une expression de l'espace occupé par les individus de chaque espèce, déterminé par leurs dimensions.

▲ *L'abondance-dominance d'une espèce caractérise principalement la structure horizontale d'une communauté ; ici, la dominance de* **Leontodon hispidus** *caractérise le pâturage montagnard du Chatolivier dans la vallée de la Suse (Piémont).*

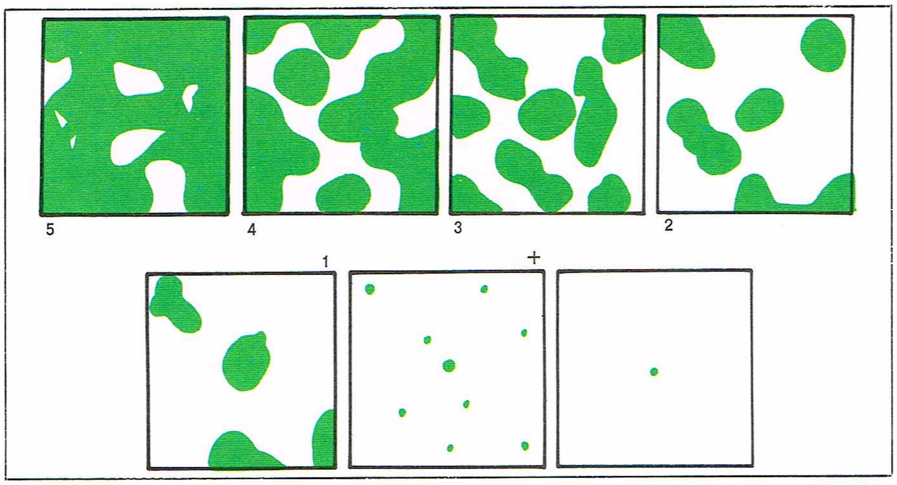
▼ *L'utilisation de pièges, tel ce dispositif de chasse aux papillons de nuit en lumière ultraviolette, permet de donner une idée, même approximative, de la* biocénose *d'une surface prospectée.*



H. Chaumeton-Jacana

— En ce qui concerne l'*abondance,* il vient immédiatement à l'idée, comme il n'est pas concevable de compter la totalité des individus présents sur une surface homogène donnée, d'en déterminer la densité. Cela présente souvent des difficultés d'échantillonnage, surtout lorsqu'il s'agit d'espèces animales mobiles et aussi parce que la densité est rarement uniforme sur une surface donnée.

— En ce qui concerne la *dominance,* la surface de projection au sol de l'appareil végétatif des végétaux semble en donner une bonne représentation. On peut envisager un rapport à l'unité de surface. Mais deux rapports égaux au sein d'une association végétale peuvent être fournis par des nombres d'individus très différents : par exemple, un individu à fort recouvrement au sol et de nombreux individus de faible recouvrement occupent des surfaces sensiblement égales.



▲ ***Représentation graphique du recouvrement des espèces dans l'échelle de Braun-Blanquet donnant l'*indice d'abondance-dominance *de chaque espèce d'un relevé.***

— C'est la raison pour laquelle on a recours à une estimation globale de ce qu'on appelle l'*abondance-dominance*. Ainsi, chaque espèce d'un relevé est accompagnée d'un *indice d'abondance-dominance,* déterminé selon l'échelle donnée par Braun-Blanquet :

5 : nombre d'individus (abondance) quelconque, recouvrant plus de 75 % de la surface étudiée.

4 : nombre d'individus quelconque, recouvrant de 50 à 75 % de surface.

3 : nombre d'individus quelconque, recouvrant de 25 à 50 % de surface.

2 : individus très abondants ou recouvrant au moins 5 % de la surface.

1 : individus assez abondants, mais degré de recouvrement faible.

+ : individus rares ou très rares; recouvrement très faible.

Les différents individus appartenant à une même espèce peuvent être répartis de différentes manières dans un plan horizontal.

— Ils peuvent être distribués de manière très régulière, c'est-à-dire selon une densité uniforme sur toute la surface considérée. C'est le cas, par exemple, pour la distribution des nichoirs de certaines espèces d'Oiseaux, qui ont un territoire bien délimité autour de leur nid ; ces territoires juxtaposés, de mêmes dimensions, se répartissent régulièrement ; on peut citer aussi la distribution des grands arbres d'une futaie, dont la taille des couronnes, sensiblement égale pour tous les individus de même âge, a pour conséquence de répartir ceux-ci à la même distance les uns des autres. Ce type de *distribution régulière,* très rare dans la nature, résulte de cas particuliers où s'établit un équilibre dans l'intensité de la compétition entre chacun des individus.

— Les individus d'une espèce donnée peuvent aussi être distribués de manière aléatoire dans un plan : on parle alors d'une *distribution au hasard*.

— Cependant, la plupart du temps, il s'établit des interrelations entre les individus d'une communauté, et ceux-ci peuvent être répartis en agrégats, avec une densité non uniforme sur la surface considérée : c'est la *distribution en agrégats,* ou de *type contagieux*. Citons l'exemple de la distribution en colonies d'individus de certains Eunicidés (Annélides) sur les plages sableuses.

Sur une surface de végétation, les individus des espèces présentes forment, en majorité, des colonies plus ou moins importantes. C'est le cas notamment pour les plantes cespiteuses et les plantes à fort pouvoir de multiplication végétative. Ce fait est exprimé par la *sociabilité,* qui est décrite à l'aide d'une échelle de cinq indices, également proposés par Braun-Blanquet :

5 : individus croissant en peuplements.
4 : individus croissant en petites colonies.
3 : individus croissant en troupes.
2 : individus croissant en groupes.
1 : individus croissant isolément.

Cet indice figure dans les relevés floristiques à côté de l'indice d'abondance-dominance de chaque espèce.

Généralement, le tapis végétal correspond à la juxtaposition de surfaces homogènes se rattachant à diverses associations, mais il arrive parfois que diverses associations soient très intriquées en *mosaïque ;* c'est le cas, par exemple, des prés-bois, où les bouquets d'arbustes ainsi que la strate herbacée située sous leur couronne d'une part et la pelouse située autour d'autre part appartiennent à des associations souvent très différentes. Les tourbières à sphaignes, dominées par *Trichophorum caespitosum,* présentent un autre exemple de mosaïque : on trouve des touffes de *Trichophorum,* hébergeant divers Spermaphytes, Bryophytes, Lichens, etc., alternant très régulièrement avec des trous où l'eau stagne plus ou moins longuement et dans lesquels sont localisées diverses espèces de Cryptogames (Bryophytes et Algues surtout). La végétation des touffes et des trous d'eau appartient à deux associations végétales différentes. Dans tous les cas de mosaïque, il convient de faire une étude séparée de chacune des communautés, donc d'en faire au départ des relevés floristiques séparés.

Structure verticale d'une communauté

La distribution des organismes suivant un axe vertical est à l'origine d'une diversification de la structure d'une communauté pouvant être considérable : c'est la stratification des organismes et, plus précisément, ce que l'on appelle la *stratification verticale*. Selon cet axe vertical, les conditions de milieu varient énormément. Il existe d'une part des discontinuités brusques, comme le passage de l'atmosphère au sol ou le passage de l'atmosphère à un milieu aquatique et ensuite du milieu au fond, et d'autre part des gradients de pression, d'intensité lumineuse, de teneur en oxygène ou en autres substances chimiques. L'ensemble de ces discontinuités et de ces gradients définit des strates caractérisées par une certaine distribution des organismes végétaux et animaux.

— La stratification aérienne des végétaux est souvent la plus apparente ; c'est dans les forêts qu'existent les strates les plus nombreuses et les mieux différenciées. On y reconnaît en général :

- une *strate cryptogamique,* basse, de quelques centimètres de hauteur, composée essentiellement de Bryophytes et de Lichens ;
- une *strate herbacée,* de hauteur variable ;
- une *strate arbustive* qui comprend les plantes ligneuses de taille peu importante, et que l'on peut diviser en deux niveaux dans le cas où il y a des sous-arbrisseaux et des arbustes ;
- une *strate arborescente,* généralement uniforme dans les plantations et souvent à plusieurs niveaux bien distincts, comme dans les forêts traitées en taillis-sous-futaie, ou alors moins apparents, comme dans les forêts tropicales.
- On peut trouver, dans les forêts tropicales notamment, un ensemble de plantes épiphytes au niveau d'une ou plusieurs strates ligneuses, formant ce que l'on appelle parfois la *strate épiphytique*.

Une communauté végétale peut comprendre une seule strate (cas de la pelouse et de la prairie) ou plusieurs strates (cas de la savane arbustive, du maquis et de la forêt) ; une même espèce peut participer à plusieurs strates selon son degré de développement.

— Dans le sol, les organes souterrains des végétaux présentent également une stratification de grande importance, par suite de la variation verticale des caractères physico-chimiques des sols et de la compétition qui peut avoir lieu au niveau des racines pour l'eau, l'oxygène et les éléments minéraux.

— Au sein de la couverture végétale, les animaux vivent de préférence ou exclusivement dans une seule



J. J. Lazare

strate, même lorsqu'il s'agit d'espèces très mobiles. Par exemple, les Oiseaux établissent leurs nids et volent à des niveaux déterminés, différents selon les espèces; au niveau de la strate herbacée, une partie des animaux vit surtout au sommet des plantes, alors qu'une autre partie vit à leur base.

— En milieu aquatique la stratification peut prendre beaucoup d'ampleur, s'étendant sur plusieurs kilomètres de profondeur. Dans ce cas, les gradients des facteurs physico-chimiques (lumière, température, teneur en oxygène, en gaz carbonique, en matière organique, en sels dissous) sont très marqués et variables dans le temps. Cela est à l'origine d'une grande diversité des peuplements végétaux et animaux d'eau douce ou d'eau de mer.

Ces peuplements superposés sont souvent considérés et étudiés séparément comme des sous-ensembles, ou *synusies*, d'un même écosystème.

On peut signaler, enfin, que toutes les strates ne comportent pas des espèces végétales appartenant aux mêmes types biologiques de Raunkiaer : les phanérophytes déterminent les strates supérieures arbustives et arborescentes, alors que les autres types (chamæphytes, hémicryptophytes, cryptophytes et thérophytes) sont représentés au sein de la strate herbacée.

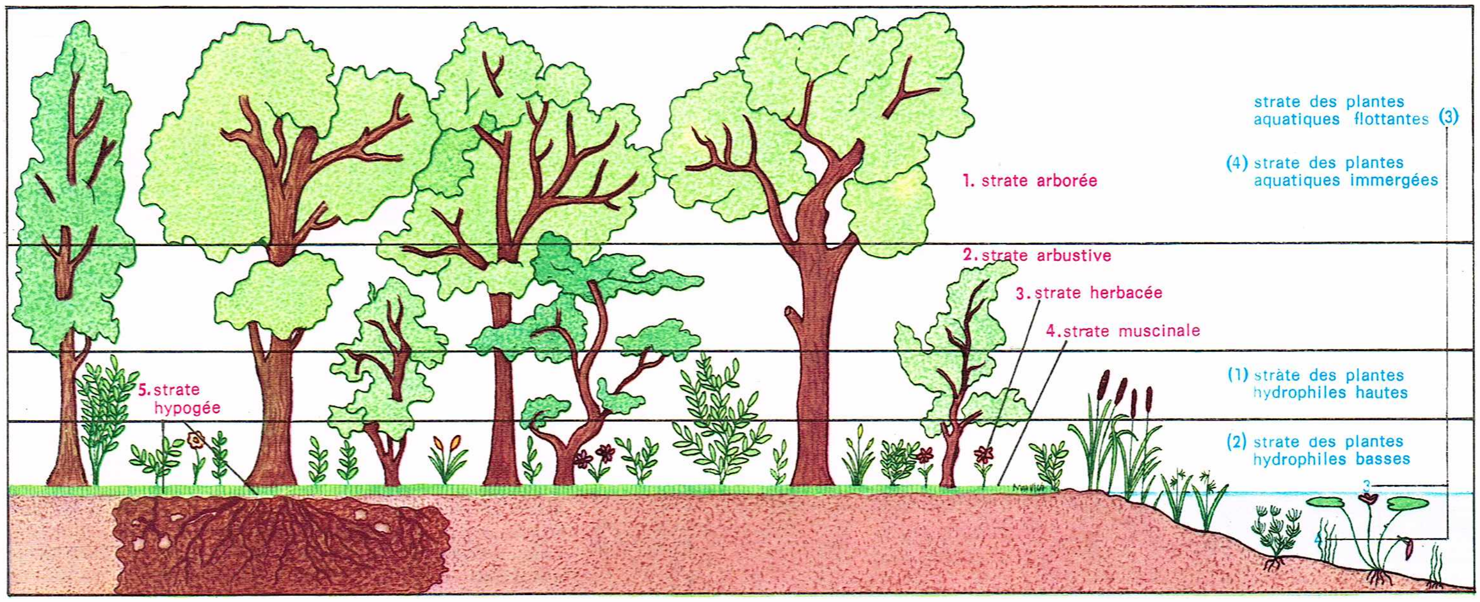
Différentes conceptions de l'étude et de la classification des communautés

Il est avant tout indispensable d'étudier les communautés, de façon à pouvoir les individualiser de façon analytique, pour pouvoir ensuite les classer en les regroupant suivant certains critères de façon synthétique.

A l'heure actuelle, les communautés végétales sont bien mieux connues que les communautés animales, en raison

▲ *La végétation des touffes et des trous d'eau, comme ces touradons de* **Carex paniculata** *en bordure d'un étang, appartient à deux associations végétales différentes, intriquées en* **mosaïque**, *et dont le relevé floristique doit être fait séparément.*

▼ *Représentation schématique de la* **stratification** *de la végétation en milieu forestier (à gauche) et dans un étang (à droite).*



I.G.D.A.

TABLEAU A Numéros des relevés																Frequence relative de chaque èspece en pourcentage ↓
Espèces présentes	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	%
Aeluropus litoralis	+				+			+		+	+					27
Poa pratensis	+				+											13
Agropyrum litorale	+	+	+		+	+	+	+			+		+	+		67
Hordeum marinum			+			+										13
Atriplex portulacoides		+		+			+	+	+	+	+		+			52
Salicornia herbacea		+	+		+				+							27
Trifolium campestre															+	6
Daucus carota	+															6
Linum maritimum				+								+				13
Althaea officinalis		+												+		13
Plantago coronopus						+										6
Artemisia palmata	+			+	+					+						27
Inula britannica		+														6
Pulicaria dysenterica							+									6
Aster tripolium													+			6

TABLEAU B			
Aeluropus litoralis	1		2
Poa pratensis		+	
Agropyrum litorale	2		2
Hordeum marinum		+	
Atriplex portulacoides	2		2
Salicornia herbacea	1		1
Trifolium campestre		+	
Daucus carota		+	
Linum maritimum		+	
Althaea officinalis	1		1
Plantago coronopus		+	
Artemisia palmata	1		2
Inula britannica		+	
Pulicaria dysenterica		+	
Aster tripolium		+	

I.G.D.A.

▲ ***Relevés floristiques réunis en un* tableau brut *(A)* *et en un* tableau élaboré *(B).***

surtout de la plus grande difficulté d'échantillonnage ainsi que de la diversité taxonomique dont font preuve ces dernières, mais peut-être aussi parce que la réalité des communautés est plus apparente dans le règne végétal.

Les communautés végétales

Diverses tendances se sont développées, mettant l'accent tantôt sur la dominance, tantôt sur la fidélité des espèces. On peut à ce sujet parler de véritables écoles de phytosociologie, dont la plus importante et la plus classique est celle de Zurich-Montpellier.

L'école zuricho-montpelliéraine, ou école sigmatiste de Flahaut et Braun-Blanquet

Cette école, la plus ancienne, s'est développée à partir de 1915. Le qualificatif *sigmatiste* provient du sigle S.I.G.M.A. désignant la Station internationale de géobotanique méditerranéenne et alpine, dirigée à Montpellier par J. Braun-Blanquet.

La définition précise des associations végétales, dont une notion intuitive a déjà été donnée, se fait à partir de la comparaison des relevés floristiques établis en différentes stations. Le relevé floristique, étant la liste exhaustive des espèces végétales d'une surface donnée, constitue l'unité d'étude des communautés végétales.

Il faut respecter certaines précautions importantes pour effectuer un relevé. Celui-ci doit intéresser une surface floristiquement homogène, ce qui conduit à choisir une végétation d'aspect uniforme (forêt, lande, pelouse, etc.). Par exemple, il ne faut pas faire un relevé comprenant la lisière d'une forêt et d'une pelouse. De plus, le substrat et la topographie doivent également être uniformes. La détermination de l'homogénéité floristique fait appel à la *courbe* dite *aire-espèce;* l'aire dont la flore est relevée doit être au moins égale à l'aire minimale ainsi déterminée.

Tout relevé floristique doit comporter un maximum d'informations complémentaires de la simple liste floristique : la localisation précise du relevé, l'altitude, la pente, l'exposition, la surface du relevé, le pourcentage de recouvrement de la végétation au sol (strate par strate dans le cas d'un groupement pluristratifié, une forêt par exemple), la nature du substrat, le pH de l'horizon de surface du sol, ainsi, bien sûr, que les coefficients d'abondance-dominance et de sociabilité affectés à chaque espèce.

Lorsque l'on dispose d'un nombre assez important de relevés effectués dans une même région, on doit les comparer, puis les classer en tenant compte des plantes qu'ils ont en commun. Ces relevés peuvent alors être réunis en un tableau, dit *tableau brut,* où les colonnes correspondent aux relevés et les lignes aux espèces; à l'intersection des deux, figurent les coefficients d'abondance-dominance et de sociabilité correspondants.

Ensuite, il faut déplacer les colonnes pour grouper les relevés qui se ressemblent plus entre eux qu'ils ne ressemblent aux autres, c'est-à-dire ceux qui ont le plus de plantes en commun. Aux deux extrémités du tableau se trouvent donc les relevés les plus différents entre eux. Puis il faut déplacer les lignes de façon à rassembler les espèces communes aux groupes de relevés précédemment établis. On a ainsi établi un *tableau élaboré,* d'où se dégagent un ou plusieurs ensembles de relevés de composition floristique voisine.

Les espèces particulièrement liées à chaque groupe de relevés sont dites *caractéristiques* de ces groupes, les autres sont dites *compagnes;* ces groupes de relevés ainsi formés correspondent à des *associations végétales.* D'où leur définition : une association végétale est une combinaison originale d'espèces, dont certaines, dites caractéristiques, lui sont plus particulièrement liées, les autres étant qualifiées de compagnes.

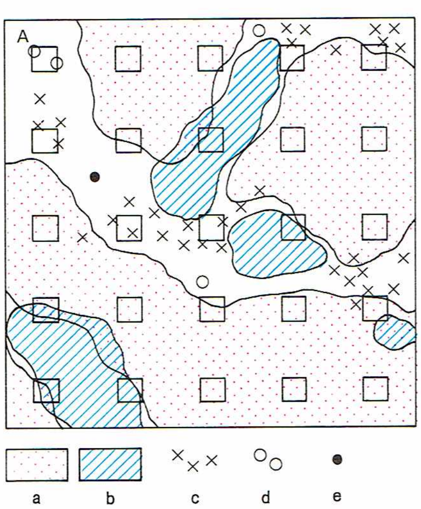
Il est bien évident que lorsque les données (relevés et espèces) sont trop nombreuses, il n'est plus possible de les trier manuellement en déplaçant les colonnes et les lignes du tableau brut formé. Aussi a-t-on recours aux techniques statistiques pour tester la ressemblance entre les objets (ici les relevés) pris deux à deux.

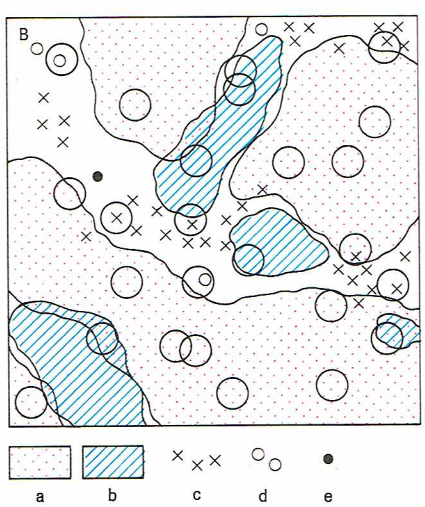
Une des premières méthodes utilisées à cette fin fut l'*analyse différentielle de Czekanowski :* elle est fondée sur le calcul d'un coefficient de similitude floristique entre les relevés pris deux à deux, c'est-à-dire du pourcentage d'espèces qu'un relevé possède en commun avec chacun des autres. Si l'on désigne par n le nombre d'espèces communes à deux relevés 1 et 2 (par exemple, 23), par N le nombre total d'espèces différentes présentes dans ces deux relevés (par exemple, 55), ce coefficient s'écrit :

$$C = \frac{n \times 100}{N} \quad \text{(dans cet exemple, } C = 42\ \%\text{)}$$

C'est le *coefficient de Jaccard,* du nom du botaniste qui s'est le premier livré à cette opération. Nous voyons que C est d'autant plus grand que les relevés ont plus d'espèces en commun; C est égal à 0 si les deux listes n'ont aucune espèce en commun, alors que si les deux listes étaient identiques C serait égal à 100 (mais on calcule aisément que la probabilité de réunir deux relevés identiques dans la nature est pratiquement nulle). Les

▼ ***La détermination des* classes de fréquence *pour obtenir une bonne notion de l'homogénéité floristique, se fait à partir de nombreux relevés. Ici, en A, les relevés sont régulièrement répartis et sont faits sur des carrés de 25 cm de côté; en B, ils sont faits au hasard, sur des surfaces circulaires équivalentes. Les couleurs ou les signes indiquent l'emplacement d'une espèce donnée a, b, c, d, e.***





I.G.D.A.

coefficients ainsi établis sont répartis en *classes*. Classe I : 11 à 20 %, classe II : 21 à 30 %, classe III : 31 à 40 %, classe IV : 41 à 50 % et classe V : au-dessus de 50 %.

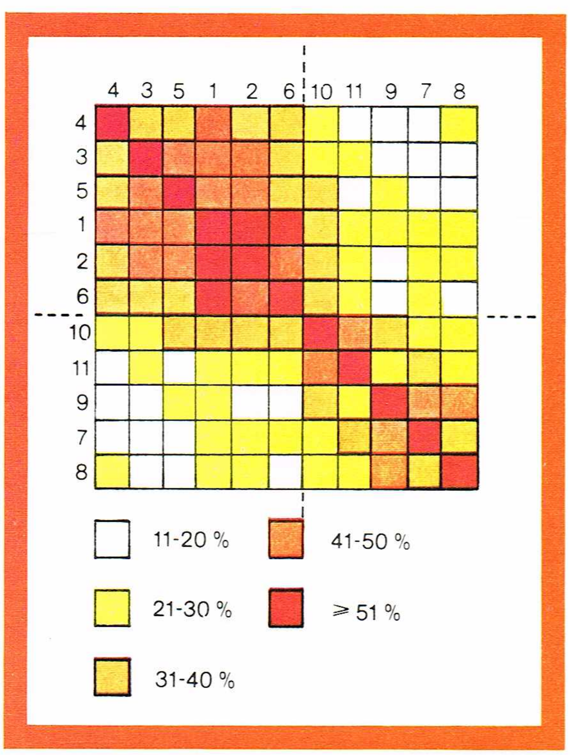
Pratiquement, cinq classes peuvent suffire, car l'expérience montre qu'un coefficient supérieur à 50 % est rarement atteint. Ces classes sont matérialisées par des signes conventionnels, ou par des couleurs d'autant plus foncées que le pourcentage est plus élevé.

Une fois calculés ces coefficients, on construit un tableau à double entrée dans lequel chaque relevé est affecté d'une ligne et d'une colonne, à l'intersection desquelles est porté le figuré conventionnel correspondant. Par permutations successives des lignes et des colonnes, on s'efforce d'obtenir un regroupement, le long de la diagonale, des figurés conventionnels correspondant aux plus forts pourcentages. Cela revient évidemment à rapprocher les relevés qui présentent entre eux le maximum de ressemblances floristiques.

On obtient alors un résultat variable selon les données utilisées : soit un seul noyau sombre axé sur le centre du tableau, ce qui permet de conclure que l'ensemble analysé représente un seul groupement, soit plusieurs noyaux sombres plus ou moins nettement individualisés et qui correspondent chacun à un groupement. Les résultats ainsi fournis par l'analyse différentielle permettent d'ordonner les relevés en un tableau plus rationnel, et d'y faire apparaître les coupures éventuelles.

M. Guinochet écrit : « L'intérêt de cette technique, qui, en son temps, a représenté un réel progrès, est qu'elle permet, beaucoup mieux que le triage visuel des relevés, de tenir compte des compositions floristiques globales et d'échapper à la tentation d'accorder *a priori* une importance privilégiée à certaines espèces. »

On se rend vite compte des limites d'utilisation de ce type d'analyse différentielle. En effet, si le tableau formé permet d'établir éventuellement des coupures dans le tri de relevés effectué dans un plan, c'est-à-dire dans un espace bidimensionnel, la plupart du temps les phytosociologues disposent de très nombreux relevés à analyser, et ceux-ci ne peuvent être triés de cette manière dans un seul plan ; les ressemblances entre les groupes formés sont telles qu'il est facile d'en imaginer une représentation dans l'espace, voire dans un espace multidimensionnel. C'est sur ce principe que sont fondées les méthodes d'analyse multivariable, dont les analyses factorielles sont actuellement utilisées en phytosociologie, comme dans de nombreuses autres disciplines, chaque fois que l'on a besoin de classer *n* objets en fonction de *m* caractères.



Richard Colin

Il est possible d'imaginer que *R* relevés puissent figurer dans un espace à *E* dimensions (*E* étant le nombre d'espèces) et que, réciproquement, les *E* espèces prennent place dans un espace à *R* dimensions. Des analyses de ce type se proposent de représenter, avec le minimum de perte d'information, les points de ces espaces multidimensionnels, dans un espace réduit à deux ou trois dimensions. Ces méthodes demandent évidemment l'utilisation d'assez puissants ordinateurs.

Pour comparer les relevés entre eux, il est nécessaire de fixer une mesure des ressemblances en fonction des espèces : aussi choisit-on un système permettant de calculer les distances entre les points de cet espace multidimensionnel, en particulier entre les points-relevés. En fait, plus la distance séparant deux points-relevés est courte, plus les relevés qu'ils représentent se ressemblent. Dans cet espace, l'ensemble des points-relevés forme un nuage présentant des directions d'allongement privilégiées. L'analyse factorielle a pour but de déterminer ces directions. Pour projeter ce nuage sur un axe, il faut trouver un axe de projection déformant le moins possible le nuage initial. Il est très rare que l'ensemble des données se ramène à une seule dimension, d'où la nécessité de trouver d'autres axes factoriels successifs permettant de projeter les données sur des plans ainsi formés. Les résultats se présentent sous la forme de graphes plans, où chaque relevé est figuré par un point repéré par ses coordonnées suivant deux axes factoriels.

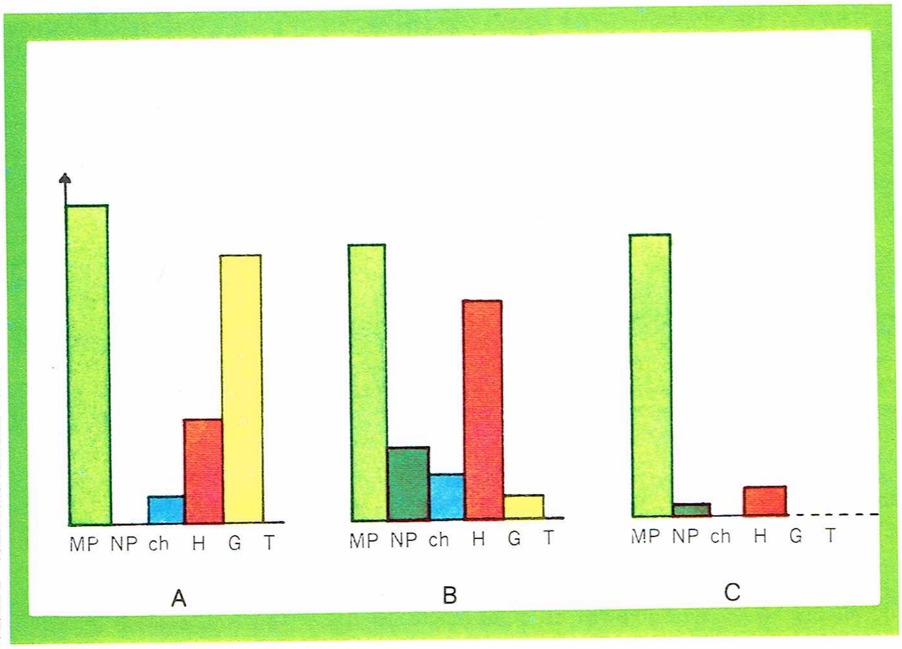
Une méthode d'analyse factorielle particulière, l'*analyse factorielle des correspondances*, dont l'idée revient à J.P. Benzecri, s'est révélée la mieux adaptée au traitement des problèmes phytosociologiques. Elle est fondée sur l'utilisation d'une méthode particulière pour calculer les distances entre les points, qui permet ensuite de représenter les points-relevés et les points-espèces sur le même graphe, de telle sorte que chaque relevé se trouve entouré de ses espèces et chaque espèce des relevés où elle est présente ; ainsi, les relevés les plus semblables et leurs espèces associées se trouvent regroupés. Il est possible, en interprétant les graphes correspondant à plusieurs axes factoriels, donc dans plusieurs plans (en général deux ou trois), d'individualiser des groupements végétaux, dont il est alors assez aisé de discerner les espèces caractéristiques. On le voit, cette méthode permet d'analyser un grand nombre de données d'une manière très rapide et le plus objectivement possible.

Les associations étant finalement individualisées, on présente les résultats obtenus sous forme de *tableaux définitifs* (en général, un tableau par association), dans lesquels on regroupe les espèces caractéristiques d'une part, et les espèces compagnes d'autre part. A l'intérieur de chacune de ces catégories, les espèces sont classées dans l'ordre des fréquences de présence décroissantes. Deux colonnes supplémentaires figurent en général en bordure latérale du tableau : une colonne indiquant la classe de fréquence ou classe de présence de chaque espèce (classe V si l'espèce est présente dans 81 à 100 % des relevés, classe IV de 61 à 80 %, classe III de 41 à 60 %, classe II de 21 à 40 %, et classe I de 1 à 20 %), et une seconde colonne indiquant le type biologique de l'espèce.

Il est possible de constituer l'*histogramme des fréquences* ainsi que la *courbe de distribution des fréquences* des espèces du tableau. Cela permet de tester l'homogénéité du tableau de relevés (ce qui est différent de l'homogénéité floristique d'une surface de végétation) : d'une façon générale, on peut considérer que le tableau est homogène, c'est-à-dire qu'il ne comporte pas de relevés étrangers au groupement, lorsque la courbe joignant le milieu des rectangles dite courbe de distribution des fréquences est régulière, de type unimodal. Une étude statistique a montré que cette courbe doit s'ajuster à celle représentative du type I de l'équation généralisée des probabilités de K. Pearson.

L'étude de l'association ne peut se borner à l'inventaire floristique. On doit s'efforcer de définir les conditions écologiques auxquelles elle correspond : c'est pourquoi on établit le profil du sol sous-jacent et on représente le spectre biologique, c'est-à-dire un histogramme des pourcentages respectifs des différents types biologiques (de Raunkiaer) pour l'ensemble du tableau définitif.

◀ ***Exemple de tableau* d'analyse différentielle de Czekanowski *mettant en évidence deux groupes distincts de relevés (relevés 1 à 6 et 7 à 11), correspondant à deux groupements végétaux différents (d'après Guinochet et Casal).***



▲ ***Représentation graphique des « spectres biologiques », selon Raunkiaer, dans des forêts à sol fertile (A, hêtraie) et à sol pauvre en éléments nutritifs (B, forêt à chênes et à bouleaux; C, pinède). Pourcentage des différentes catégories présentes : MP, macrophanérophytes; NP, nanophanérophytes; Ch, chaméphytes; H, hémicryptophytes; G, géophytes; T, thérophytes ou annuelles.***
▼ ***Forêt de chênes pédonculés*** **(Quercus pedunculata)** ***caractéristique des régions centro-européennes.***



Pour désigner les associations végétales, on utilise le nom d'une ou deux espèces de haute fréquence, caractéristiques ou compagnes de leur ensemble floristique. Le nom de l'association est formé par l'adjonction du suffixe *-etum* à la racine du nom de genre et par la mise au génitif du nom de l'espèce; par exemple, une association végétale dans laquelle le chêne vert, *Quercus ilex,* est dominant est nommée *Quercetum ilicis.* Dans le cas où deux espèces servent à nommer l'association, on ajoute le suffixe *-eto* au nom de genre de la première, et le mot ainsi formé est réuni au suivant par un trait d'union; citons par exemple le *Querceto-Carpinetum,* de *Quercus pedunculata* (chêne pédonculé) et *Carpinus betulus* (charme), qui désigne la chênaie-charmaie.

A l'intérieur d'une association végétale, on peut être conduit à distinguer, à l'aide d'*espèces* dites *différentielles,* des *sous-associations.* Les espèces différentielles revêtent, vis-à-vis de celles-ci, la même signification que les espèces caractéristiques pour les associations; cependant, on ne peut pas les assimiler à ces dernières espèces, car elles se retrouvent dans d'autres associations avec une fréquence plus ou moins équivalente. Les espèces différentielles sont, le plus souvent, indicatrices d'une propriété particulière du milieu physique (sol et microclimat).

Les sous-associations sont nommées par le nom de genre d'une espèce différentielle auquel on ajoute le suffixe *-etosum* : par exemple, *Caricetum curvulae elynetosum.*

La notion d'association végétale est acquise de la même façon que celle d'espèce. Pour arriver à cette dernière, on fait ressortir les ressemblances morphologiques entre individus, ici on examine les ressemblances de composition floristique existant entre les relevés. En outre, de même que les taxonomistes groupent les espèces en genres, les genres en familles, etc., les phytosociologues réunissent les associations végétales ayant la plus grande parenté floristique en *alliances,* en *ordres,* puis en *classes.* Lorsqu'il n'est pas possible de préciser le rang phytosociologique de communautés végétales non encore définies, on les désigne sous le nom de *groupements végétaux,* de même que, lorsqu'on ne peut pas ou l'on ne veut pas préciser le rang d'une unité systématique, on parle de taxon.

Il faut bien comprendre qu'une association végétale est un concept, fondé sur la comparaison de relevés floristiques, et représentant la description d'éléments concrets, les *individus d'association.*

PHYTOSOCIOLOGIE		TAXONOMIE
individu d'association		individu
association	(-etum)	espèce
alliance	(-ion)	genre
ordre	(-etalia)	famille
classe	(-etea)	ordre
groupement		taxon

L'école sigmatiste attribue le maximum d'importance à la fidélité : l'association végétale est caractérisée par des espèces qui lui sont fidèles. Ces espèces caractéristiques sont en outre d'excellentes indicatrices d'un milieu particulier, comme l'indique Braun-Blanquet dans une définition très complète : « L'association végétale est un groupement végétal plus ou moins stable et en équilibre avec le milieu ambiant caractérisé par une composition floristique définie, dans laquelle certains éléments exclusifs ou à peu près — les espèces caractéristiques — révèlent par leur présence une écologie particulière et autonome. »

Les espèces caractéristiques ont une amplitude écologique faible, et il est aisé de comprendre que les communautés fondées sur celles-ci sont directement dépendantes des conditions de milieu.

Quelles sont les relations entre les associations végétales et les facteurs édaphiques et microclimatiques? Une excellente définition du sol donnée par H. Jacques-Félix permet de mieux comprendre la réciprocité d'action

du sol sur la végétation, et de la végétation sur le sol : « Le sol est la formation superficielle meuble et relativement stable du terrain, portant une certaine végétation; il comporte une fraction minérale et une fraction organique; il est le siège de phénomènes physico-chimiques d'équilibre et d'une activité biologique participant, en particulier, au cycle de l'azote. Cette définition sépare bien le sol, tel qu'il doit nous retenir ici, des autres formations qui relèvent de la géologie ou de la géographie dynamique. Tout déséquilibre important dans le rapport entre la matière organique et la matière minérale tend à situer les sols en cause hors des frontières que nous leur assignons. Ainsi, une tourbe qui est une accumulation exclusive de matière organique ne se décomposant pas et, inversement, des sables désertiques dépourvus de matière organique, que le vent pousse comme les vagues de l'océan, occupent les deux extrémités d'une gamme où se situent les sols proprement dits dont la composition peut rester très diverse. »

La nature du sol influe nettement sur la composition floristique; la comparaison des cartes phytosociologiques avec des cartes pédologiques permet de bien mettre en évidence ces rapports : par exemple, sur les sols salés, se trouvent des associations végétales particulières, différentes selon la teneur en sel des horizons de surface.

Il y a une quinzaine d'années, deux équipes distinctes entre lesquelles il n'y eut aucune collaboration ont dressé simultanément des cartes phytosociologiques et des cartes pédologiques dans les plaines sublittorales de l'Oranie orientale en Algérie. La comparaison entre les deux types de cartes révèle une coïncidence presque parfaite entre les associations végétales et les types de sol. Les cartes pédologiques fournissent des renseignements plus précis sur la structure, la texture et les propriétés chimiques des sols, alors que les cartes phytosociologiques donnent des indications importantes sur les conditions hydriques. Ces deux types d'études ne s'excluent pas mutuellement; au contraire, elles sont complémentaires.

On arrive aux mêmes conclusions en comparant les cartes phytosociologiques et pédologiques établies dans d'autres régions, par exemple en forêt de Sainte-Hélène (Vosges) par J. Timbal, et en réserve biologique de la tillaie en forêt de Fontainebleau (Seine-et-Marne) par Bouchon, Faille, Lemée, Robin et Schmitt.

Voici, à titre d'exemple, les sols correspondant à quelques associations forestières du Bassin parisien :

Chênaie sessiliflore silicicole	sol podzolique
Hêtraie-chênaie acidophile	sol lessivé
Hêtraie calcicole	rendzine forestière, parfois sol brun calcaire
Pré-bois thermophile du *Quercion pubescentis*	rendzine
Ormaie rudérale	sol nitraté
Chênaie-charmaie	sol brun
Aulnaie-peupleraie	sol hydromorphe

Dans ce cas, il y a une assez bonne concordance entre les types de sols et les associations. Cependant, le nombre de types de sols reconnu par les pédologues est toujours inférieur au nombre d'associations végétales décrites. Ainsi, bien que nous trouvions deux associations distinctes sur le même type de sol, par exemple, une chênaie-frênaie calcicole et un pré-bois thermophile du *Quercion pubescentis* sur une rendzine, les conditions édaphiques (qui incluent des données n'entrant pas dans la classification des types de sols) sont toutefois différentes : le sol du pré-bois thermophile est beaucoup plus sec, de granulométrie beaucoup plus grossière, et de pH en surface légèrement plus alcalin que le sol de la chênaie-frênaie. Si la nature du sol influe nettement sur la composition floristique, la réciproque est vraie : il ne peut se produire de pédogenèse sans le concours de la végétation.

La preuve des relations entre les associations végétales et les facteurs climatiques est maintenant bien établie, malgré les difficultés techniques de mesures qu'entraînent les variations périodiques de température, de lumière, d'humidité relative, etc.

La majorité des observations donne des résultats surtout comparatifs entre les associations distinctes d'une même région. Ainsi, A. Quantin (1935) a effectué des mesures quotidiennes de température pendant trois semaines au cours de chacune des saisons d'une année, sur des individus d'association des principales associations du Jura méridional; voici un résumé de ses résultats :

	Moyenne annuelle	Amplitude moyenne
Thlaspion rotundifolii : Petasitetum paradoxi sous-association à *Dryopteris robertiana*	8,1	7,8
Stipion calamagrostidis : Centranthetum	13,4	13,1
Xerobromion : Anthylli-Teucrietum	15,0	17,6
Xerobrometum lugdunense	13,1	10,9
Mesobromion : association à *Chlora perfoliata*	11,7	9,5
Ulicion : Calluno-Genistetum	9,6	9,5

Il faut souligner la relation très intime existant entre la systématique des organismes, ou taxonomie, et la phytosociologie. En effet, pour la définition d'une espèce, l'énumération des associations végétales auxquelles elle participe est une propriété aussi importante que celles que révèle l'examen de sa morphologie, de son anatomie, de sa constitution chimique, etc. Mais en outre, on a pu mettre en évidence qu'une espèce participant à plusieurs associations est représentée dans chacune d'elles par des populations génotypiquement plus ou moins différentes, constituant chacune un *écotype* (selon le terme de Turesson). Ainsi, dans le Jura, la Crucifère *Cardamine pratensis* possède 16 chromosomes dans les populations des associations du *Fraxino-Carpinion* et du *Mesobromion*, 30 dans celles de l'*Arrhenatherion* et 40 dans celles du *Magnocaricion*.

Selon l'intensité de leur individualisation, ces écotypes occupent un rang variable dans la hiérarchie systématique infraspécifique. Les caractéristiques phénotypiques distinctives de certains écotypes ne sont cependant pas immédiatement décelables sur le terrain : par exemple, lorsqu'elles correspondent à des interprétations statistiques de propriétés biométriques ou à des différences d'ordre physiologique; les écotypes ne peuvent par conséquent être identifiés que par l'intermédiaire de l'individu de l'association dans laquelle ils se trouvent.

De plus, la connaissance des associations végétales offre la possibilité de nombreuses applications pratiques, notamment en ce qui concerne la productivité du tapis végétal, la mise en valeur des territoires et les problèmes

Groupements forestiers en France

Groupements forestiers acidophiles

Classe : Quercetea robori-petraeae
Ordre : Quercetalia robori-petraeae
Alliance : Quercion robori-petraeae

Groupements forestiers non acidophiles

Classe : Querco-Fagetea
Ordre : Prunetalia spinosae
Alliance : Salicion arenariae
Alliance : Pruno-Rubion ulmifolii
Alliance : Rubion subatlanticum
Alliance : Berberidion
Ordre : Fagetalia silvaticae
Alliance : Alno-Ulmion
Alliance : Fraxino-Carpinion
Alliance : Scillo-Fagion
Alliance : Fagion
Sous-alliance : Eu-Fagion
Sous-alliance : Acerion pseudoplatani
Sous-alliance : Cephalanthero-Fagion
Sous-alliance : Luzulo-Fagion
Ordre : Quercetalia pubescentis
Alliance : Fago-Pinion corsicanae
Alliance : Quercion pubescenti-petraeae

Groupements forestiers ou arbustifs thermophiles méditerranéens

Classe : Quercetea ilicis
Ordre : Quercetalia ilicis
Alliance : Oleo-Ceratonion
Alliance : Quercion ilicis
Alliance : Pruno-Rubion ulmifolii.

▲ Exemple de tableau de la classification des groupements végétaux de rang supérieur (classes, ordres, alliances) pour les principaux groupements forestiers en France. On retrouvera, dans les noms utilisés, les noms latins désignant les arbres de notre flore.

◄ Page ci-contre, à droite, tableau indiquant le parallélisme entre les termes employés pour désigner diverses unités en phytosociologie et en taxonomie (entre parenthèses, terminaisons utilisées pour la nomenclature des groupements végétaux) [d'après Roux et Souchon, 1970].

de protection et de conservation de la nature. A cet égard, un exemple pris en bas Languedoc et en Provence occidentale est très démonstratif : dans ces régions, la forêt de chêne vert a été détruite pratiquement partout, et il ne reste plus, en dehors des cultures, que des maquis et des garrigues à chêne kermès *(Quercetum cocciferae)*. Pour des raisons diverses, il y a intérêt à reboiser de grandes surfaces de ces étendues peu productrices. La solution raisonnable est de chercher à reconstituer la forêt de chêne vert (là où l'état du sol le permet encore), laquelle présente, entre autres avantages sous ce climat sec, celui d'être relativement peu inflammable. Le chêne vert, planté ou semé dans ces garrigues, se développe mal. Heureusement, l'expérience prouve qu'en régions calcaires il se régénère bien à l'abri d'essences plus héliophiles, comme le pin d'Alep. La voie à suivre est donc de planter ou de semer du pin d'Alep dans les garrigues à chêne kermès puis, lorsqu'il a atteint un certain développement, de favoriser ou même de provoquer l'installation du chêne vert sous ce couvert. C'est là que les connaissances phytosociologiques sont indispensables : on a reconnu que le pin d'Alep se développe très aisément, pratiquement sans soins, dans la sous-association à romarin du *Quercetum cocciferae,* mais ne vient que très difficilement et exige au début des arrosages nombreux dans la sous-association à *Brachypodium ramosum,* de la même association. Or, ces deux sous-associations sont dominées par la même espèce arbustive et ont la même physionomie : seule l'analyse phytosociologique permet de les distinguer.

▼ ***Un exemple type de région où la réimplantation de chêne vert favoriserait la productivité du tapis végétal : une garrigue à exposition sud, sur sol calcaire à* Cistus albidus *(fleurs mauves). On reconnaît notamment dans ce paysage des Alpilles la plantation de chênes kermès* (Quercus coccifera), *des* Genista scorpius *(fleurs jaunes) et des* Asphodelus *(grandes fleurs).***



C. Nardin - Jacana

L'école d'Upsala (Du Rietz, 1921)

Pour l'école d'Upsala (Suède), l'association est fondée sur la *constance-dominance;* la communauté végétale est stable, floristiquement homogène, chaque strate étant caractérisée par les espèces constantes et dominantes. Mais pour cette école, les strates sont considérées comme indépendantes : on change d'association chaque fois qu'une strate d'un certain type est remplacée par une autre; par exemple, les landes de sous-arbrisseaux appartiennent à autant d'associations qu'il existe d'espèces capables de dominer localement : association à *Calluna* (callune), association à *Vaccinium myrtillus* (myrtille), association à *Vaccinium uliginosum* (orcette), *association à Empetrum* (camarine), etc. Par conséquent, là où la flore est peu variée et le tapis végétal monotone, le nombre d'associations peut être énorme pour une surface restreinte.

Une association est désignée par le nom latin de genre d'une espèce dominante, suivi du génitif du nom d'espèce : par exemple, *Fagetum silvaticae* (du nom du hêtre *Fagus silvatica*) pour nommer une hêtraie. Les associations ainsi conçues, appelées aussi *sociations,* sont réunies en *groupes d'associations,* eux-mêmes classés en *formations* constituant des unités phytosociologiques supérieures; une formation est donc composée des associations de même physionomie.

Bien qu'au départ le critère floristique soit primordial, celui-ci fait place au critère physionomique au fur et à mesure que l'on s'élève dans la hiérarchie phytosociologique.

L'école esthonio-américaine (Lipmaa, 1933)

Pour cette école, les strates sont aussi considérées comme indépendantes au sein d'une communauté, si bien que les *synusies,* ou associations unistrates, sont les unités élémentaires de la végétation, caractérisées à la fois par leur composition floristique, leur écologie et leur physionomie. Par exemple, une forêt est considérée comme un ensemble d'associations unistrates.

Le système de Curtis

Pour Curtis, les espèces s'installent dans une station donnée pour des raisons individuelles et sans qu'il y ait de lien nécessaire entre elles. Il suffit que les conditions écologiques soient favorables et que l'espèce se trouve présente au moment opportun pour qu'elle s'établisse. Dans ces conditions, il n'est pas possible de définir sans arbitraire des unités naturelles de végétation homogène. Le tapis végétal se présente alors en général sans discontinuité, sous forme d'un *continuum* constamment variable dans le temps et dans l'espace. Les seules discontinuités possibles résultent de variations brusques de conditions écologiques naturelles ou du mode d'utilisation par l'homme. C'est pourquoi l'analyse et la classification des « communautés » établies selon cette conception sont on ne peut plus arbitraires. Curtis utilise surtout la physionomie et les espèces dominantes. Après avoir subdivisé arbitrairement en surfaces égales une surface de végétation en continuum, il échantillonne et décrit séparément des « types de communautés » au moyen de techniques standardisées. Sur cette base, Curtis a distingué dans le Wisconsin 21 grands types de communautés et 13 communautés de moindre importance.

Le système de Clements (1916)

Une communauté se modifie au cours du temps; si l'on part d'une surface nue, on y observe une succession de communautés de plus en plus complexes. On passe donc d'un stade pionnier à différents stades intermédiaires, aboutissant finalement à la communauté la plus stable, en équilibre avec le climat : c'est le *climax,* représentant l'unité de base de la classification naturelle des groupements végétaux proposée par Clements.

L'unité de végétation correspondant au climax général d'un territoire est la *formation,* par exemple la formation à *Quercus-Fagus,* forêt caducifoliée de l'est des États-Unis; elle est caractérisée par des espèces dominantes que l'on retrouve dans toute son étendue : huit espèces de *Quercus* et quatre espèces de *Carya.* Suivant les principaux types de climats régionaux, la formation est alors divisée en sous-unités, les *associations,* caractérisées

par la dominance locale de deux ou plusieurs espèces dans la strate supérieure. Ainsi, la formation à *Quercus-Fagus* comprend, aux États-Unis, l'association à *Quercus-Castanea dentula,* l'association à *Fagus-Acer saccharum* et l'association à *Quercus-Carya*.

L'école de Toulouse (Gaussen, Rey)

Comme le système de Clements, cette école fonde ses principes sur le phénomène de *succession*. La succession naturelle partant du substrat dénudé et aboutissant au climax, en englobant tous les stades intermédiaires, est une *série progressive primaire*. Une *succession secondaire* se développe lorsqu'une végétation primaire est détruite ou profondément modifiée par l'action de l'homme (incendie, coupe, défrichement) ou des animaux. Ces diverses actions replacent la végétation dans un stade de dénaturation plus ou moins important. Lorsqu'elles cessent, s'établit une succession, dont les premiers stades sont relativement différents, mais dont les stades ultérieurs et surtout terminaux peuvent se rapprocher des stades homologues de la série primaire : on parvient à un climax qui peut être voisin du climax idéal, mais qui, dans la plupart des cas, ne peut pas lui être intégralement superposé parce que le sol, plus ou moins dégradé au départ, n'est plus capable de se constituer en sol climacique.

Dans les pays tempérés à action humaine intensive, il n'existe guère que des séries secondaires menant aux *climax potentiels,* ou *plésioclimax,* qui sont le plus souvent forestiers.

On peut schématiser les deux types de séries rencontrées de la manière suivante :

— *Série régressive* sous l'action de l'homme (exemple : forêt → lande → pelouse → culture).

— *Série progressive* par évolution naturelle (exemple : culture abandonnée → pelouse → lande → forêt).

Remarquons que les divers stades d'une série progressive correspondent à des formations de plus en plus élevées quant à la taille des espèces dominantes : on peut constituer une échelle de 0 à 10 allant du sol nu à la forêt : 1 et 2 représentent, par exemple, les pelouses, prairies et steppes; 3, 4 et 5 les formations de sous-arbrisseaux : landes, maquis, garrigues; 8 et 9 les formations d'arbustes; 10 la forêt climacique.

Chaque série est désignée par le nom de l'espèce forestière dominante du stade climacique; par conséquent, dans une région donnée, il y a autant de séries qu'il existe de types de forêts climaciques.

Cette école est à l'origine du service de la Cartographie de la végétation de la France à l'échelle du 1/200 000e dépendant du C.N.R.S.

La méthode des groupes socio-écologiques

Comme l'indique Duvigneaud : « Le concept d'affinité sociologique englobe toutes les tendances biologiques, biogéochimiques, mésologiques, géographiques et autres qu'ont certaines espèces de plantes à se grouper dans la nature ; par exemple :

— plantes des sols décalcifiés très acides ;
— plantes des sables calcaires mouvants ;
— plantes des sols salés ;
— plantes des milieux ombragés sur mull, mor, moder ;
— plantes des milieux arides sur croûtes gypseuses, etc. »

Le groupe socio-écologique est donc un ensemble d'espèces ayant entre elles une affinité sociologique plus ou moins grande, marquée par une tendance à se rassembler dans des conditions de milieu déterminées.

En 1957, Duchaufour a rassemblé en *groupements écologiques* les plantes herbacées des sols forestiers se répartissant suivant trois facteurs édaphiques : la teneur en bases et en éléments nutritifs, l'économie de l'eau, et l'aération. Mais selon cet auteur, ces trois facteurs édaphiques peuvent être intégrés facilement dans le type d'humus, « qui dépend d'eux étroitement et qui constitue en quelque sorte le meilleur test biologique permettant de caractériser la station ». Il définit ainsi, dans le nord-est de la France, 11 groupes écologiques fondamentaux, d'après les caractères du sol et surtout de l'humus.



S.E.F.

▲ *Un type de sous-bois où domine une bruyère* (Calluna vulgaris).



Fratelli Montacchini

◀ *Un groupe socio-écologique est un ensemble d'espèces ayant une affinité plus ou moins grande, marquée par une tendance à se rassembler, dans des conditions de milieu déterminées; c'est le cas de l'association à* Rhododendron ferrugineum, *caractéristique de la lande montagnarde et subalpine. On observe, dans le fond, un bois de Conifères, et, mêlées aux Rhododendron, des fleurs blanches,* Anemone narcissiflora.

Caractéristiques du mull forestier

Poa chaixii, Melica uniflora, Milium effusum, Carex silvatica, Asperula odorata, Polygonatum multiflorum, Lamium galeobdolon, Euphorbia amygdaloides, Sanicula europea.

Caractéristiques du mull calcique

Brachypodium silvaticum, Melica nutans, Elymus europaeus, Carex glauca, Orobus vernus, Mercurialis perennis, Pulmonaria officinalis, Paris quadrifolia, Primula elatior.

Caractéristiques du mull actif

Urtica dioica, Arum maculatum, Ficaria verna, Glechoma hederacea, Galeopsis tetrahit, Sambucus ebulus, Geranium robertianum, Galium aparine, Stachys silvatica, Allium ursinum, Tamus communis.

Xéro-calciphiles des sols peu profonds, sur calcaire fissuré

pelouses calcaires : Festuca duriuscula, Bromus erectus, Brachypodium pinnatum, Asperula cynanchica, Hippocrepis comosa, Helianthemum vulgare, Cladonia endiviaefolia, Eryngium campestre, Euphorbia cyparissias.
fruticée claire : Cornus sanguinea, Evonymus europaeus, Viburnum lantana, Vincetoxicum officinale, Teucrium chamaedrys.

Acidiphiles caractéristiques des moder acides

Ilex aquifolium, Deschampsia flexuosa, Agrostis vulgaris, Sarothamnus scoparius, Teucrium scorodonia, Dicranum scoparium, Polytrichum formosum, (Luzula forsteri).
chênaie acidiphile : Lonicera periclymenum, Holcus mollis, Hypericum pulchrum, Veronica officinalis.
prairie acide de montagne : Nardus stricta, Festuca rubra, Festuca ovina.
sapinière acidiphile : Luzula albida, Luzula maxima, Hypnum loreum, Oxalis acetosella, (Vaccinium myrtillus).

Acidiphiles caractéristiques des moder tourbeux

Molinia coerulea, Agrostis alba, Carex pilulifera, Rhamnus frangula, (Erica scoparia, Deschampsia coespitosa).

Caractéristiques de l'humus brut

lande atlantique : Calluna vulgaris, Erica cinerea, Hypnum schreberi, Leucobryum glaucum, Hypnum cupressiforme ericetorum.
lande montagnarde et subalpine : Rhododendron ferrugineum, Vaccinium myrtillus, Vaccinium vitis-idaea.

Hygrophiles des sols à mull

hygrophiles montagnardes : Impatiens noli-tangere, Ranunculus aconitifolius, Saxifraga rotundifolia, Chaerophyllum hirsutum, Petasites albus, Athyrium filix-femina, Mulgedium alpinum.
aulnaie : Carex maxima, Carex remota, Scirpus silvaticus, Eupatorium cannabinum, Solanum dulcamara, Humulus lupulus, Convolvulus sepium, Angelica silvestris.
prairie humide : Festuca arundinacea, Holcus lanatus, Deschampsia coespitosa, Carex leporina, Colchicum automnale, Potentilla anserina, Ranunculus repens, Cardamine pratensis, Lychnis flos-cuculi ; Polygonum bistorta (en montagne), Spirea ulmaria.

Hygrophiles de l'anmoor calcique

Carex paludosa, Carex riparia, etc., Phalaris arundinacea, Schoenus nigricans, Juncus obtusiflorus, Juncus effusus.

Hygrophiles caractéristiques des tourbes calciques

Phragmites communis, Iris pseudacorus, Cladium mariscus, (Typha latifolia).

Hygrophiles caractéristiques de la tourbe ou du mor tourbeux acide

Erica tetralix, Scirpus coespitosus, Eriophorum vaginatum, Drosera rotundifolia, Carex stellulata, Sphagnum sp., Polytrichum commune.

▲ ***Tableau récapitulatif des groupements écologiques d'après Duchaufour.***

Remarquons que ces « groupes écologiques » se superposent presque parfaitement aux ensembles spécifiques caractéristiques de divers groupements végétaux définis par l'école de Zurich-Montpellier. Ainsi, comme on peut le voir en se reportant à la classification donnée en exemple pour les groupements forestiers : en 1 et 2, on retrouve des caractéristiques des *Fagetalia silvaticae ;* en 3, des caractéristiques des *Fagetalia silvaticae* et du *Fraxino-Carpinion ;* en 4 b, des *Quercetalia pubescentis,* et en 5 a, des *Quercetea robori-petraeae.*

Les communautés animales

Les difficultés déjà signalées expliquent le retard pris par l'étude des groupements animaux sur celle des groupements végétaux. Malgré ces difficultés, il est souvent possible de mettre en évidence des associations animales, selon des critères et des méthodes voisines de celles utilisées en phytosociologie. (Nous ne considérons pas ici les groupements d'individus de même espèce maintenus rassemblés par une interaction ou par une appétition sociale [d'après Wheeler], appelés « groupements sociaux », qu'il ne faut pas confondre avec les associations animales.)

Trois possibilités sont offertes pour nommer les associations ainsi décrites :

— nommer l'association en faisant référence à son milieu : par exemple association des Coléoptères des forêts de Conifères de l'étage subalpin, association des bords ombragés des torrents montagnards, etc. ;

— nommer l'association en utilisant le nom d'une ou plusieurs espèces caractéristiques : par exemple on parlera de sables à *Amphioxus ;*

— nommer l'association comme en phytosociologie, en utilisant les noms des espèces les plus remarquables (caractéristiques ou dominantes), le nom du genre étant suivi du suffixe *-etum,* et le nom d'espèce mis au génitif. Ce procédé fut employé par Bonnet (1964) pour les Thécamœbiens du sol, par Sacchi (1952) pour les Gastéropodes Pulmonés terrestres, par Verdier et Quézel pour les Coléoptères Carabiques, par Amiet (1963, 1958) pour les Insectes terricoles.

Les associations peuvent ensuite être hiérarchisées en allant de la moins vaste à la plus vaste. La nomenclature des phytosociologues qui classent les associations en alliances, ordres, classes est adoptée par Bonnet (1964) qui distingue vingt-six associations de Thécamœbiens du sol, groupées en onze alliances, deux ordres et une classe : la classe des *Phryganelletea* (du genre *Phryganella* toujours présent dans le sol) est subdivisée en un ordre des *Centropyxidetalia* (du genre *Centropyxis*) des sols peu évolués, souvent squelettiques, et en un ordre des *Plagiopyxidetalia* (du genre *Plagiopyxis*) des sols évolués riches en matière organique.

Relations entre communautés animales et végétales

Les associations d'animaux de petite taille vivent en général sur une surface de végétation homogène correspondant le plus souvent à un individu d'association végétale. Par conséquent il est facile d'en déterminer la surface d'étude, en se référant d'abord à la végétation.

Par contre, dès que l'on s'intéresse aux espèces animales, très mobiles et de grande taille, leurs biotopes dépassent en général largement le cadre d'un individu

d'association végétale, et l'on est souvent obligé de se référer non plus à l'association mais à la formation végétale. C'est le cas par exemple pour les grands herbivores (girafes, antilopes, zèbres) de la savane arborée d'Afrique. L'ensemble du peuplement animal et de la formation végétale correspondante constitue alors un *biome*.

La reconnaissance des groupements animaux ou végétaux ne représente en réalité qu'un stade dans l'étude des peuplements d'êtres vivants. Le but fondamental de la *synécologie descriptive* est de pouvoir envisager, dans une étape encore plus synthétique, la totalité des organismes qui partagent les mêmes conditions de vie, et de mettre en évidence leurs relations d'interdépendance. Cette recherche conduit à un niveau d'organisation biologique plus complexe, la biocénose ou le biome, suivant l'échelle envisagée, qui englobe l'ensemble des groupements végétaux, animaux, et de micro-organismes vivant en un biotope donné.

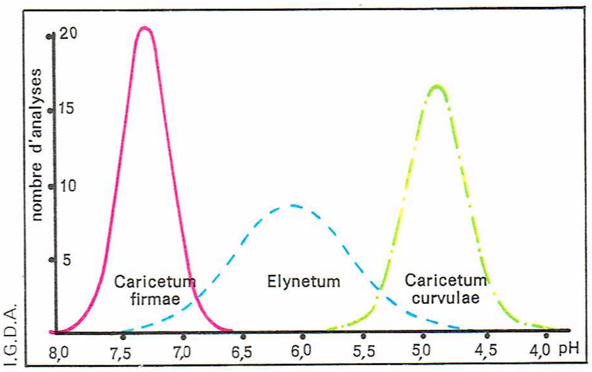
De tels travaux synthétiques sont encore très rares, et l'on dispose simplement, à l'heure actuelle, de descriptions de biocénoses d'étendue assez réduite, comme par exemple les biocénoses marines de la zone littorale méditerranéenne du cap Corse étudiées et cartographiées par R. Molinier.

Évolution des communautés

Les communautés ne constituent pas des ensembles statiques, aux caractères définitivement acquis, mais sont l'objet d'une évolution continue, particulièrement perceptible au niveau des groupements végétaux. Il est facile, par exemple, de suivre la transformation progressive d'une culture abandonnée en friche, puis en broussailles et enfin en forêt. Cette transformation s'accompagne de modifications correspondantes du peuplement animal. Cette corrélation entre la dynamique des groupements végétaux et celle des groupements animaux peut être illustrée par l'évolution du peuplement animal, ou plus particulièrement de certains groupes systématiques tels que les Insectes et les Arachnides, Collemboles et Acariens, dans la série de la forêt mixte de l'Illinois à chênes rouges, ormes et platanes.

On peut ainsi mettre en évidence des séries dynamiques progressives ou régressives de la végétation adoptées comme principe de base par l'école phytogéographique de Toulouse. L'étude détaillée de l'évolution de la végétation d'un secteur donné peut être réalisée au moyen de petites surfaces permanentes dites « carrés permanents », dont la composition floristique est relevée périodiquement. De cette façon, on peut saisir assez vite les tendances à l'extension ou à la régression des différentes espèces, dans le cas de groupements ouverts à évolution rapide. Ces modifications entraînent alors la formation de communautés nouvelles.

Un exemple maintenant classique de succession d'associations végétales est emprunté à Braun-Blanquet et Jenny (1926), qui ont décrit avec précision l'évolution parallèle de la végétation et du sol à l'étage alpin des Alpes centrales. Un éboulis calcaire est rapidement ensemencé après sa formation, par les semences des espèces de la flore du massif montagneux dans lequel il se trouve. Mais seules s'implanteront celles qui peuvent supporter un milieu aussi inhospitalier, grâce en particulier à la faculté de développer un très important appareil souterrain et de régénérer assez aisément leur système aérien plus ou moins constamment mutilé par les déplacements des pierres. Il s'organise ainsi un individu d'association d'une association particulière : le *Thlaspeetum rotundifolii*. Les plantes peuvent alors contribuer à la fixation et au colmatage de l'éboulis par rétention autour de leurs parties aériennes d'éléments minéraux fins résultant de l'érosion des pierres avoisinantes, d'apports éoliens et de matériaux organiques provenant des parties mortes de ces végétaux. Du fait de leur existence même, elles créent des conditions nouvelles permettant l'installation d'autres espèces qui finiront par les supplanter. Au *Thlaspeetum rotundifolii*, succède un individu d'association appartenant au *Caricetum firmae*. Ce type de végétation est déjà plus fermé, c'est-à-dire que l'ensemble des parties aériennes des plantes constituantes recouvre une plus grande surface : il en résulte que le processus d'accumulation d'éléments minéraux fins et de matière organique non seulement continue, mais encore s'accentue. En outre, à l'étage alpin des Alpes centrales, la fréquence des précipitations et les faibles moyennes thermiques sont les causes respectives d'un entraînement vertical des cations et d'un ralentissement très considérable de la décomposition de la matière organique brute : il commence, ainsi, à se constituer un sol dont, progressivement, la partie supérieure s'enrichira en matière organique et s'acidifiera. Des espèces, plus tolérantes à l'égard de ces conditions, s'installeront au détriment des précédentes et il s'organisera, à partir et à la place du précédent, un troisième individu d'association, à peu près complètement fermé, d'une autre association, l'*Elynetum*. La continuation du processus aboutit à un sol dont l'horizon de surface, enrichi en matière organique non ou mal décomposée et complètement lessivé, est très acide, et à un nouvel individu d'association appartenant au *Caricetum curvulae*. Le sol étant totalement lessivé, les choses ne peuvent aller plus loin et l'on est en présence d'un état d'équilibre entre le climat, la végétation et le sol qui doit se maintenir aussi longtemps qu'existent les conditions dont il dépend, à moins qu'un accident ne remette la roche mère à nu. On peut donc parler de *phytoclimax* et de *pédoclimax*.



◀ ***Représentation graphique de l'évolution parallèle du sol et de la végétation à l'étage alpin des hauts massifs calcaires des Alpes centrales : à mesure que l'acidité augmente et donc que le pH diminue, on observe le passage du* Caricetum firmae *à l'*Elynetum *et enfin au* Caricetum curvulae.**

Remarquons que sous climat tempéré, l'évolution du sol, parallèle à celle de la végétation, se fait toujours par une acidification progressive, liée au lessivage sous l'action des précipitations, et entraînant un appauvrissement des horizons de surface.

Toute la surface d'un territoire n'évolue pas vers le climax climatique régional : ainsi à l'étage alpin, les creux où la neige séjourne très longtemps, les crêtes ventées, les parois rocheuses forment des stations particulières où ne peuvent subsister que les espèces d'associations végétales spécialisées s'installant directement et se maintenant sans subir de modification. A ces groupements permanents, on donne le nom de *climax stationnels*, par opposition au climax climatique.

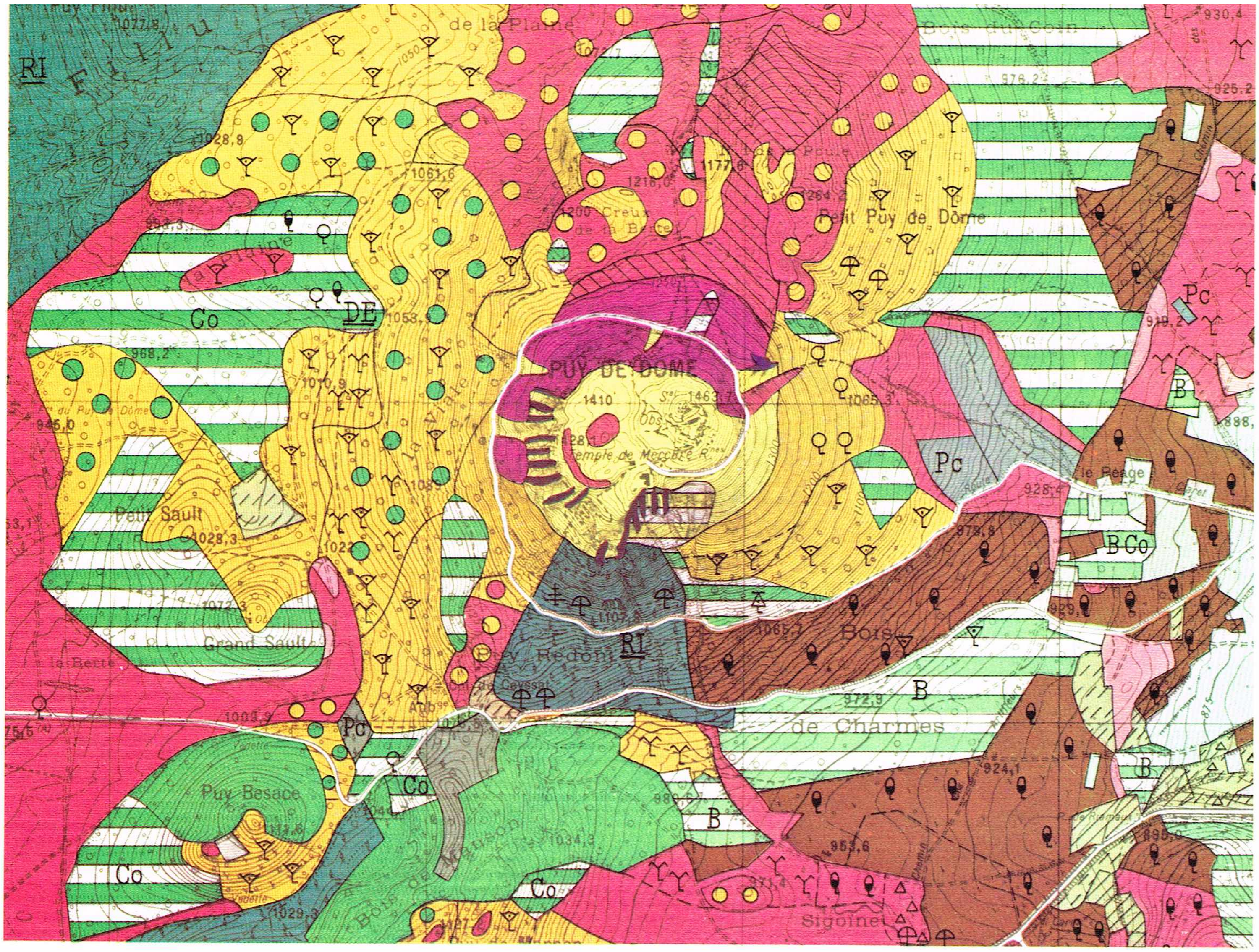
Cartographie de la végétation

Un autre mode de représentation des résultats des études sur le tapis végétal, qui d'ailleurs ne se substitue pas aux précédents, mais en est un complément, est la *cartographie ;* c'est-à-dire la représentation topographique des séries de végétation ou des individus d'association selon la méthode utilisée. En suivant un exposé simplifié concernant seulement la France (Roux et Souchon, 1970) on peut donner les indications suivantes. Il existe en France deux types principaux de cartes de la végétation, publiées par le C.N.R.S. :

— la *Carte de la végétation* (centre de rédaction à Toulouse ; directeur : H. Gaussen puis P. Rey ; échelle 1/200 000e) pour laquelle de nombreuses feuilles sont déjà établies et qui tend à couvrir systématiquement tout le territoire français ;

— la *Carte des groupements végétaux* (centre de rédaction à Montpellier ; directeur : L. Emberger, avec la collaboration de J. Braun-Blanquet puis C. Sauvage assisté de G. Long ; échelles diverses de 1/5 000e à 1/20 000e) qui est moins connue car peu de coupures en ont été diffusées et les publications la concernant sont peu nombreuses.

Pour utiliser les documents que constituent de telles cartes, il faut connaître la façon dont elles sont établies dans la pratique, et quelles sont les ressources qu'elles offrent.



C.N.R.S.

▲ ***Carte des** groupements **végétaux** de la région de **Clermont-Ferrand**, établie au 1/20 000e; on reconnaît, au centre, le puy de Dôme.*

La Carte des groupements végétaux

— *Nature des unités cartographiées*

Cette carte est une carte phytosociologique; en première approximation, on peut dire que, sur une telle carte, chaque couleur correspond à une association végétale.

— *Levé et réalisation de la carte*

Même si le phytosociologue — une fois les associations définies ou les groupements délimités — n'effectue pas systématiquement de relevés, il doit s'assurer de la présence de certaines plantes permettant de repérer l'association ou le groupement correspondant à une liste floristique donnée.

A l'échelle employée, la difficulté majeure sera souvent de fixer les limites d'un groupement; des figurés spéciaux sont utilisés pour noter les zones de transition, de mélange, d'intrication par petites taches juxtaposées (mosaïque). De même les peuplements, les groupements dégradés, parfois les faciès (dominance de certaines espèces) sont indiqués.

Le choix des couleurs est lié à la classification des associations. « Les associations d'une même alliance sont affectées d'une même couleur, mais plus ou moins foncée ou diversement surimposée par des signes en noir suivant l'association; les alliances d'un même ordre reçoivent des teintes très voisines. On réserve généralement les teintes jaunes et rouges pour les groupements xérophiles, les teintes bleues et violettes pour les groupements hygrophiles et aquatiques, les verts pour les forêts, les gris pour les surfaces cultivées. » (G. Lemée, 1967.)

En réalité, ces directives sont suivies de façon souple et chaque auteur conserve une marge d'interprétation; de plus, la gamme des couleurs et teintes employée sur une feuille donnée est enrichie de façon à permettre une distinction plus aisée des divers groupements. Une notice et parfois une ou deux petites cartes annexes (géologie, climat, végétation climacique...) complètent les informations.

— *Utilisation de la carte*

Sur le terrain, la carte phytosociologique constitue un document à grande échelle donnant des indications précises pour le choix d'une station à étudier et la préparation d'une sortie : si on peut y ajouter des données bibliographiques locales ou même générales sur les groupements présents, l'inventaire floristique et l'étude écologique seront largement facilités, le support fourni permettant même d'aborder dans certains cas l'étude de la faune (Molinier, 1957). Cependant, la nomenclature employée pour les groupements peut rendre l'utilisation directe par des non-spécialistes plus difficile.

L'étude théorique permet aussi, selon les cartes, de montrer l'influence de différents facteurs (climatique, édaphique, biotique), de faire ressortir la situation de petits groupements particuliers (groupements fontinaux, saxicoles, zonation d'un étang...), de relier entre eux les groupements d'une série d'évolution (étude dynamique)...

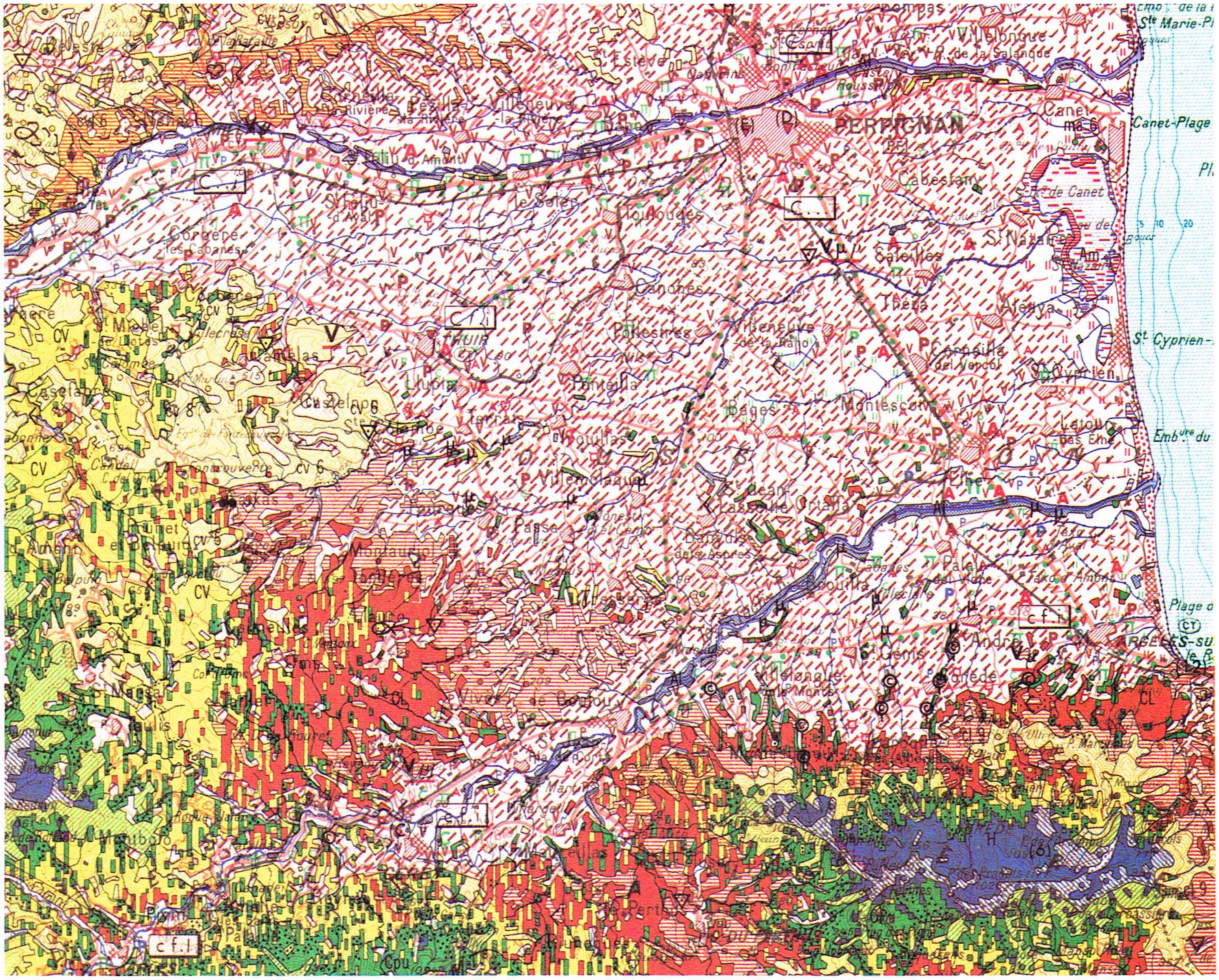
Il convient de signaler pour être complet que le Centre d'études phytosociologiques et écologiques du C.N.R.S. à Montpellier élabore maintenant dans un de ses services des cartes pour lesquelles les unités cartographiques sont définies sur une base phytosociologique mais aussi écologique, par la méthode des groupes écologiques (par exemple, carte phyto-écologique et carte de l'occupation des terres de Sologne, au 1/10 000e [M. Godron et coll., 1964]).

La Carte de la végétation

— *Nature des unités cartographiées*

La Carte de la végétation représente une description plus géographique du paysage : on l'oppose parfois à la carte phytosociologique en la qualifiant de carte phytogéographique. Elle est fondée sur les principes de l'école dynamiste de Toulouse (Gaussen, Rey) : l'unité cartographiée est la série, ou si l'on préfère une unité plus petite, « l'élément de série ».

On réunit dans une série l'ensemble d'un climax et des autres formations qui y conduisent par évolution et de celles qui en dérivent par dégradation. La série est



C.N.R.S.

▲ ***Carte de la végétation de la région de Perpignan, établie au 1/200 000ᵉ.***

le plus souvent définie et nommée à l'aide de l'essence dominante dans la formation forestière correspondant au climax. (Il arrive qu'on ne sache pas si ces forêts sont vraiment à l'heure actuelle en équilibre avec le climat : on parle parfois dans ce cas de *proclimax*).

Cette méthode cartographique fait donc essentiellement appel à la répartition des essences forestières : initialement, elle est d'ailleurs en partie issue de la description des étages de végétation (correspondant à la répartition altitudinale des arbres forestiers). Dans les cas simples, un étage donné peut correspondre à une seule série, mais, le plus souvent, à cause de différences climatiques ou édaphiques par exemple, plusieurs séries entrent dans un même étage.

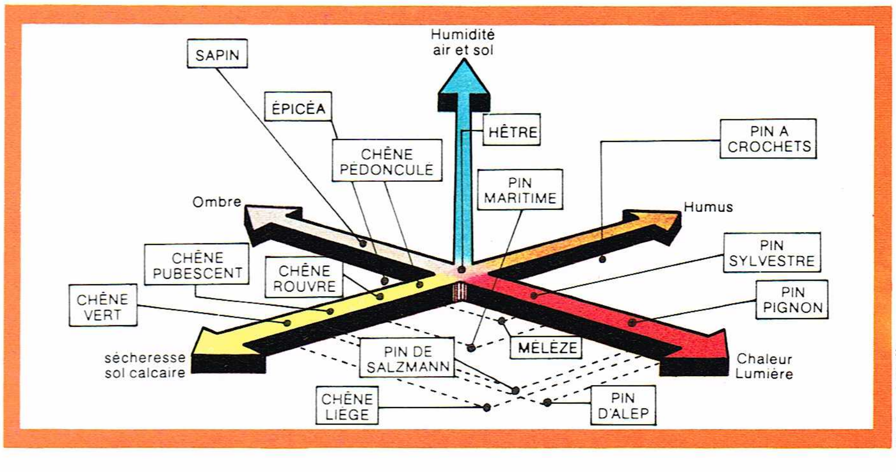
— *Levé et réalisation de la carte*

Le premier travail est de repérer (sur cartes, sur photos aériennes, sur le terrain, assez rapidement : déplacement en voiture ou examen à la jumelle) les formations forestières et de les caractériser par la ou les essences dominantes. On identifie donc en priorité ces « fins de séries » et aussi les aspects de certains autres termes des séries à physionomie très typique; dans le cas où ces termes inférieurs sont moins tranchés, on les replace dans la série en considérant surtout leur voisinage avec les éléments les mieux identifiés. Les noms des plantes donnés dans les notices correspondent à des précisions supplémentaires pour permettre de mieux identifier le paysage végétal, mais la plupart du temps on n'utilise pas de relevés nombreux pour définir les éléments cartographiques : en effet, l'échelle uniforme et réduite du 1/200 000ᵉ n'impose pas ce travail et elle interdit même de représenter certains détails (végétation des rochers, des sources...).

En ce qui concerne les couleurs et les figurés, chaque série est affectée d'une couleur selon un code précis, tenant compte des facteurs climatiques et édaphiques. De plus le choix des couleurs est fondé sur le principe selon lequel deux séries voisines doivent avoir des couleurs voisines. Pour attribuer des couleurs, on peut se reporter à une synthèse graphique des influences du milieu : jaune : soleil, sécheresse; bistre : humus; noir : ombre, nébulosité; rouge : chaleur; rose : lumière de haute montagne; bleu : humidité.

Voici, par exemple, les couleurs des principales séries de la végétation de la France, obtenues par superposition des teintes correspondant aux facteurs écologiques dominants : rouge : olivier-caroubier, pin d'Alep; orangé : chêne-liège (rouge + jaune); jaune : chêne vert; vert : chênes caducifoliés (jaune + bleu); bleu : hêtre; indigo : sapin (bleu + noir); violet : pin sylvestre, pin à crochets (bleu + rose); noir : épicéa; rose : séries alpines. A l'intérieur de chaque série, la teinte, plate et foncée, correspond au terme final de la série ou climax (donc aux zones forestières), des teintes de plus en plus claires de la même couleur sont attribuées aux différents stades en descendant la série (landes par des croisillons ou des hachures, pelouses et prairies par des pointillés).

▼ ***Principe* de représentation chromatique des séries *dans la* Carte de la végétation.**



Richard Colin



T. Sacco

▲ ***Les consommateurs de premier ordre qui se nourrissent directement aux dépens des producteurs sont, notamment, les animaux herbivores (Mammifères, Insectes).***

Des figurés particuliers permettent d'indiquer les mélanges d'essences (bandes verticales alternées), les plantations, etc. Les champs et cultures sont laissés en blanc, mais portent des signes conventionnels et des chiffres indiquant le type de culture et son importance.

Un ensemble de cartons annexes à très petite échelle (1/1 250 000e ; botanique, édaphologique, utilisation du sol et fruitiers, agricole, pluviothermique, adversités agricoles) et une notice donnent d'utiles indications complémentaires.

— *Utilisation de la carte*

Sur le terrain, ces cartes constituent un excellent guide pour la description d'un paysage dans son ensemble (végétation et divers aspects de l'aménagement de la nature) ou pour la préparation d'itinéraires d'excursions effectuées avec un moyen de déplacement rapide (car, train...). Mais elles peuvent être utilisées « en chambre » pour montrer par exemple sur celles des régions de montagne ou sur des profils réalisés à partir d'elles-mêmes l'étagement de la végétation, les effets d'adret et d'ubac... La comparaison de la carte avec les cartons et celle des cartons entre eux sont la base de remarques ou d'exercices pour montrer les liaisons entre végétation et différents facteurs, et préciser l'impact de l'activité humaine sur le couvert végétal.

Le fait que les conventions choisies pour la représentation cartographique soient assez simples et rigoureusement codifiées (et que les séries soient nommées à l'aide du nom français des arbres forestiers) rend la lecture de ces cartes plus directement accessible à tous.

Comparaison entre les deux types de cartes

Placé dans une même région, quelle que soit la méthode de description que l'on choisit, on est confronté avec la même réalité, avec les mêmes objets. Il est donc théoriquement possible de préciser les relations entre les deux systèmes.

Au niveau des formations forestières, on peut fréquemment faire correspondre à l'un de ces stades forestiers une association donnée. Ainsi la hêtraie (climax de la série du hêtre) définie par un phytogéographe correspond le plus souvent à un *Fagetum* de phytosociologue. Mais parfois, paradoxalement, la composition floristique conduit le phytosociologue, malgré la présence dominante du hêtre, à parler par exemple d'un *Querceto-Ilicetum* (groupement à chêne et houx, faciès à hêtre ; G. Lemée, 1937) : il faut se rappeler alors que dans la liste floristique le hêtre compte seulement pour une espèce !

Quand il s'agit de termes inférieurs d'une série, tels que landes, prairies, pelouses, leur étude étant peu poussée pour l'établissement de la carte de la végétation, il est difficile d'établir une correspondance, mais on peut penser que très souvent chaque terme ou élément de série recouvre plusieurs associations. De façon plus générale cette correspondance élément de série - alliance serait assez souvent satisfaisante.

L'écosystème et son fonctionnement

Le concept d'écosystème

Tout être vivant, pour assurer sa pérennité au niveau de l'espèce, sa vie et sa maintenance au niveau de l'individu et de la population, est dépendant d'un certain nombre de conditions du milieu ou facteurs — soit abiotiques, constitués par des substances chimiques (oxygène, carbone, etc.), ou par des gradients ou valeurs d'un paramètre physique (température) — soit biotiques, qui sont les autres êtres vivants.

L'environnement physico-chimique abiotique (biotope) et l'assemblage des plantes, animaux et micro-organismes (biocénose) constituent un système écologique fonctionnel ou *écosystème* (Tansley, 1935). On propose souvent la définition suivante, sous une forme très simplifiée : écosystème = biotope + biocénose, mais cette superposition des deux termes est insuffisante si on n'insiste pas sur les constantes relations entre biotope et biocénose et si on ne marque pas fortement l'idée de fonctionnement du système écologique.

L'écosystème peut être envisagé comme une entité localisée géographiquement : une mare ou un étang, une forêt, un océan, ou bien l'ensemble de la biosphère.

On peut aussi ne s'intéresser qu'à la notion fonctionnelle que sous-entend ce mot et considérer alors qu'il s'agit d'un concept abstrait, quitte à l'appliquer ensuite à des communautés définies par ailleurs et bien matérialisées.

Les constituants d'un écosystème

La vie des êtres vivants suppose un apport énergétique; celui-ci peut provenir d'êtres vivants pour ceux se nourrissant à partir d'organismes préexistants, mais en dernière analyse l'énergie du rayonnement solaire est la source d'énergie primitive. Dans un écosystème, les organismes capables de capter l'énergie pour la transformer en énergie potentielle chimique sous forme de matière organique sont les *producteurs*. Leur ensemble forme le constituant de base de tout écosystème.

Les **producteurs** sont principalement les végétaux verts (Algues, végétaux supérieurs), à pigments chlorophylliens, capables de fixer l'énergie lumineuse pour former, à partir du CO_2 de l'air et de l'eau, de la matière organique par un processus nommé *photosynthèse*. Des végétaux possédant en outre d'autres pigments comme les Algues brunes, les Algues rouges (ainsi que certaines Bactéries, qui ont des bactériochlorophylles) sont aussi photosynthétiques.

On peut traduire simplement le bilan de la formation de la synthèse organique, en considérant le cas de la production du glucose :

$6\ CO_2 + 6\ H_2O +$ énergie (673 kcal) $\rightarrow C_6H_{12}O_6$,

la synthèse des autres molécules organiques s'effectuant par d'autres réactions complémentaires.

Certains organismes sont capables d'utiliser d'autres formes d'énergie sans avoir besoin de matières organiques préexistantes : ainsi, certaines Bactéries, dites chimiosynthétiques, obtiennent leur énergie par l'oxydation de composés chimiques simples non organiques. Ainsi : *Nitrosomas* qui oxyde NH_3 en NO_2; *Nitrobacter* qui oxyde NO_2 en NO_3; *Beggiatoa* qui oxyde SH_2 en S et S en SO_4; dans ce cas le carbone provient aussi de CO_2 assimilé à partir de l'air. Leur importance relative dans la fixation d'énergie est cependant faible. Les producteurs n'utilisant que des matières minérales fournies par le milieu abiotique pour la synthèse de leurs matières vivantes sont qualifiés d'*autotrophes*. Les producteurs, appelés *producteurs primaires,* constituent le point de départ de chaînes alimentaires ou trophiques, ensembles successifs d'êtres vivants hétérotrophes, se nourrissant à partir des niveaux trophiques précédents.

Les consommateurs ont, pour source d'énergie, l'énergie potentielle chimique existant dans les substances organiques déjà formées par d'autres êtres vivants. Ils sont donc par définition *hétérotrophes*.

On distingue les *consommateurs de premier ordre* qui se nourrissent directement aux dépens des producteurs. Ce sont évidemment les animaux herbivores (Mammifères, Insectes) mangeant de l'herbe, mais aussi les feuilles, graines et fruits, bois, organes souterrains... Il peut y avoir destruction totale de l'organisme végétal (cas du plancton végétal par exemple), destruction d'une partie seulement (broutage), exploitation de l'hôte par parasitisme (soit animal, soit végétal) qui pendant un temps au moins ne provoque pas la mort de l'hôte. Ces consommateurs de premier ordre sont aussi des « producteurs secondaires », la différence essentielle avec les producteurs primaires étant qu'ils ne tirent pas directement leur énergie du soleil, et qu'ils dépendent donc de ceux-ci.

Les *consommateurs de second ordre,* se nourrissant des précédents, sont des carnivores ou des parasites animaux pour lesquels les herbivores sont la source de nourriture.

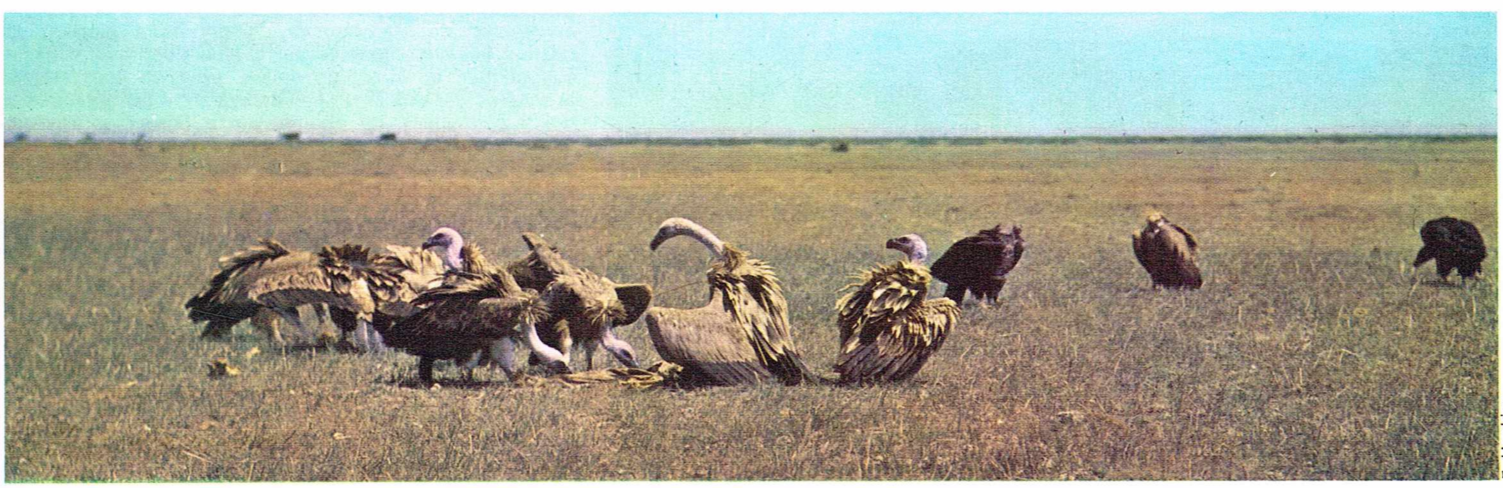
Les *consommateurs de troisième ordre,* carnivores ayant comme principale source de nourriture les consommateurs du deuxième ordre eux-mêmes carnivores. Il peut exister des consommateurs d'ordre supérieur comme les parasites des consommateurs de deuxième ordre.

Les bioréducteurs forment une autre catégorie des constituants essentiels de l'écosystème : leur caractère fondamental est de fournir, à nouveau, au milieu les éléments minéraux. Les organismes *bioréducteurs* (terme qu'il faut préférer à celui de décomposeur) assurent en effet la minéralisation de la matière organique à partir des détritus végétaux, cadavres animaux et déjections : ce sont des *saprophytes* (du grec sapros : pourri), essentiellement des Bactéries, des Champignons et aussi des animaux de petite taille appartenant à des groupes divers. Il est évident que la matière organique soumise à leur activité provient de l'ensemble des catégories citées précédemment et aussi de leur propre catégorie. Si l'on excepte les petits Invertébrés, les bioréducteurs (Bactéries, Champignons) n'ingèrent pas la matière organique mais rejettent des enzymes à l'extérieur et ce sont les produits dégradés et digérés qui sont absorbés. Par cette activité ou au moment de la mort des organismes, la décomposition de la matière organique permet la libération des éléments minéraux dans le milieu.

Ces éléments minéraux, y compris le gaz carbonique libéré dans l'atmosphère ou l'eau, peuvent alors être repris par les producteurs primaires autotrophes. On perçoit donc la nature cyclique du mouvement des substances minérales, notamment.

Définir exactement, pour une espèce donnée, l'appartenance à l'un des groupes de constituants de l'écosystème n'est pas toujours facile. Tout d'abord, le régime alimentaire peut être varié : c'est le cas des « omnivores » (dits encore diversivores), comme l'ours, l'homme, le porc... Certains animaux, comme le renard, réputé carnivore, ont en réalité un régime alimentaire changeant au cours de l'année : ainsi les baies et autres fruits peuvent, pour le renard, constituer près de la moitié de l'alimentation en été et en automne. Le changement de régime peut coïncider avec différents stades de vie : chez les papillons, la chenille est très souvent phytophage et l'adulte se nourrit de nectar. Dans le groupe des bioréducteurs (dits encore détritivores), les animaux charognards (hyènes, vautours, chacals) ou nécrophages (Insectes comme le nécrophore) ne sont pas fondamentalement différents des carnivores, surtout si les cadavres qu'ils consomment sont frais. De même, les lombrics du sol qui se nourrissent de débris végétaux plus ou moins reconnaissables, depuis la feuille morte jusqu'aux débris plus ténus, ont surtout un rôle qui consiste à fragmenter davantage la matière organique

▼ ***Les vautours* (Gyps fulvus), *comme la plupart des animaux charognards, appartiennent, bien que se nourrissant de cadavres en début de décomposition, aux niveaux trophiques des carnivores d'ordre élevé.***



E. Hosking



N. Cirani

▲ *Si l'on applique la notion d'écosystème à la* toundra *(ici un aspect de la toundra arctique [extrême nord de l'Alaska]), on remarque qu'à l'intérieur de ce système coexistent plusieurs sous-systèmes tels que des landes, des marais, des tourbières, etc.*

▼ *A l'opposé, une touffe de Mousses (ici* Leucobryum glaucum*) est aussi un écosystème, petit, mais déjà complexe.*



Ruffier - Lanche - Jacana

dont on retrouve une partie dans leurs excréments; les espèces, autres que les Bactéries ou Champignons, qui se nourrissent des excréments, comme le bousier, ont un comportement alimentaire assez voisin de celui des vers de terre. Parmi les saprophytes, Bactéries et Champignons, réalisant une bioréduction ou minéralisation, il peut exister des chaînes trophiques à l'intérieur même du groupe, avant que la libération de la matière organique soit complète.

Chaînes et réseaux trophiques

Les séquences, formées par les différentes catégories d'organismes constituant l'écosystème et ordonnées de façon que la suivante dépende de la précédente, sont des chaînes alimentaires ou *chaînes trophiques*. Des exemples très simples sont souvent donnés (la flèche, →, signifiant *« est mangé par... »*) : herbe → lapin → renard — ou Lichen → renne → homme, ou encore herbe → veau → homme. Ces chaînes peuvent être plus longues comme : plancton végétal → plancton animal → lançon → hareng → cormoran; ou encore : chêne → chenille → mésange → épervier. Certaines chaînes comportent, bien sûr, la participation de parasites.

En réalité les remarques faites à propos du régime alimentaire et des sources de nourriture rendent la relation linéaire, exprimée par chaîne trophique, difficile à appliquer, et, lorsqu'on dresse, pour un écosystème, le schéma des relations alimentaires entre les organismes qui y participent, on aboutit vite à figurer un réseau, d'où la notion de *réseau trophique* plus conforme à la réalité. De fait, on cherche cependant toujours à effectuer un regroupement selon quelques maillons (3 ou 4) qui correspondent aux catégories composant l'écosystème : producteurs primaires, consommateurs de premier ordre, consommateurs de deuxième ordre et consommateurs de troisième ordre, auxquels on adjoint, à part, les décomposeurs ou bioréducteurs. Pour ces différents « maillons » on parle alors de *niveaux trophiques,* les producteurs primaires formant le niveau de base.

Dimensions de l'écosystème

Le concept d'écosystème repose sur deux notions : celle de fonctionnement et celle de relations entre les divers éléments le composant. En principe, rien ne

s'opposerait à utiliser ce concept pour étudier un territoire quelconque; en réalité, la définition générale d'un système implique que ce système soit bien défini et que l'ensemble des relations entre les éléments internes au système soit plus important que les relations possibles avec d'autres systèmes extérieurs. Toutes les fois que ce sera possible, on s'efforcera donc de considérer l'écosystème formé par une biocénose, dont on sait qu'elle est définie par une relative homogénéité de composition floristique et faunistique, de structure, d'organisation et de conditions écologiques. En réalité l'échelle d'appréhension pourra être extrêmement variée, selon le niveau d'intégration de systèmes ou de sous-systèmes que l'on réalisera.

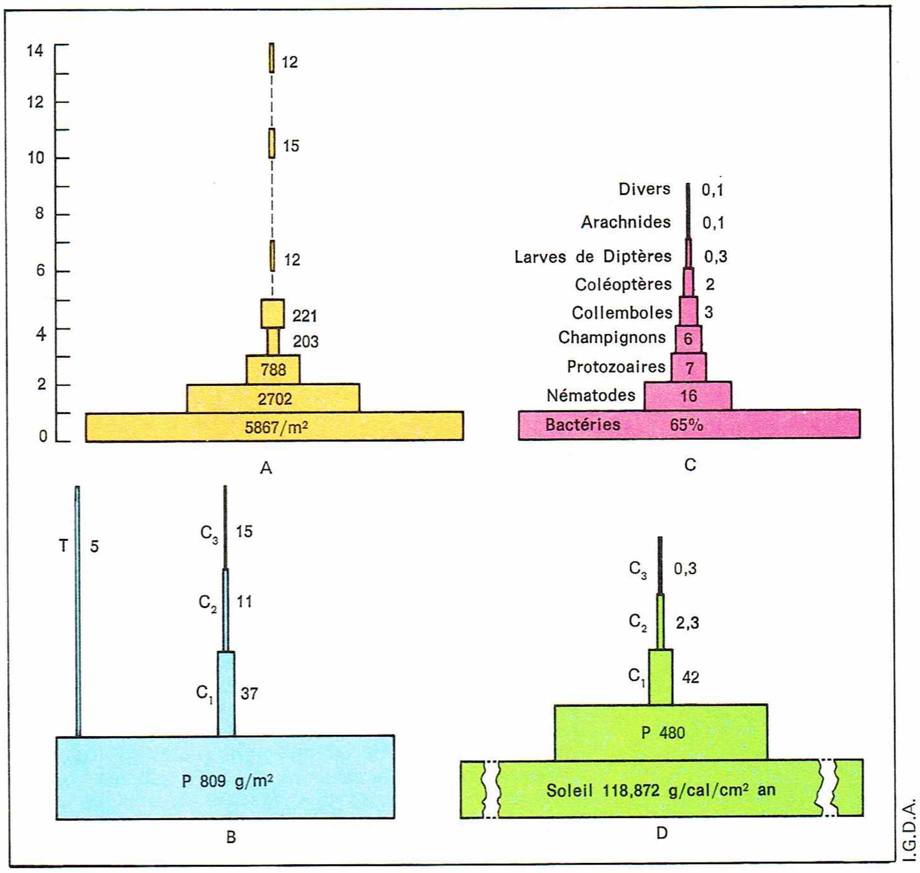
Par exemple, si l'on applique la notion d'écosystème à la toundra, biome défini par sa situation dans une zone climatique donnée et par la relative homogénéité physionomique de sa végétation, il faut savoir qu'il existe cependant, à l'intérieur de ce système, plusieurs sous-systèmes correspondant à des landes, à des marécages, à des zones côtières... susceptibles d'être pris en compte, chacun séparément. Dans l'océan, au contraire, il est bien difficile d'établir des divisions territoriales et l'intégration en un grand écosystème est presque obligatoire. L'intégration la plus poussée que l'on puisse réaliser est celle qui consiste à envisager l'ensemble de la terre comme un écosystème : c'est la biosphère ou écosphère. A l'opposé, l'étendue d'un écosystème peut être très réduite. Ainsi, une touffe de Mousses, un système artificiel constitué par une limnée et un brin d'élodée enfermés dans une ampoule de verre remplie d'eau et scellée sont des écosystèmes petits mais déjà assez complexes. Dans ces quelques cas, tous les niveaux trophiques, y compris celui des producteurs primaires photosynthétiques, sont présents. Mais, on étudie parfois, comme des écosystèmes, des ensembles incomplets sur ce point : par exemple, le sol est certes un système complexe mais entièrement dépendant de la matière organique en provenance d'autres systèmes; beaucoup de milieux aquatiques de petite taille sont dépendants des alentours, non seulement pour leur alimentation en eau, mais aussi pour un apport parfois important de matière organique. Et que dire aussi de l'écosystème « ville » entièrement lié aux systèmes agricoles extérieurs? Il faudra donc, chaque fois que l'on souhaite étudier un écosystème, garder à l'esprit la nécessité de déterminer ses relations avec l'extérieur : on peut distinguer ainsi des *écosystèmes fermés,* à fonctionnement autonome sur place et ayant peu de relations avec d'autres systèmes, et des *écosystèmes ouverts*. Comme le fait remarquer Duvigneaud (1974) : « Dans de nombreux cas, rien n'empêche de donner au concept d'écosystème un sens plus large, si, comme l'étymologie l'indique, on considère un *système écologique :* un paysage défini, voire une région déterminée, peuvent constituer des systèmes écologiques fonctionnels particulièrement efficaces. Dans l'élément de paysage, les écosystèmes élémentaires sont unis par des rapports latéraux étroits. » L'unité de type géographique le plus souvent étudiée dans cet esprit est le bassin-versant; l'application récente à des régions agricoles, telle qu'elle est envisagée par Vieira da Silva (1973) et telle qu'elle a été conduite par J. de Moraïs (1974), en Angola, semble aussi très prometteuse, pour les régions en voie de développement, sur le plan de la recherche d'une stratégie agricole.

Méthodes d'étude de l'écosystème

Une bonne connaissance du fonctionnement d'un écosystème nécessite l'obtention, par les travaux de recherche, d'un certain nombre de données. En supposant que l'on travaille sur une biocénose bien définie, les renseignements dont on peut disposer à propos de la composition floristique et faunistique, de la structure, de l'évolution saisonnière, et éventuellement sur plusieurs années, représentent des éléments préalables fort utiles.

La description du fonctionnement de l'écosystème proprement dit se fait en essayant de quantifier le mieux possible :

— d'une part, les échanges de diverses substances ou éléments chimiques dans le cadre des cycles biogéochimiques;



▲ *Représentation schématique de pyramides écologiques de :*
A, nombre d'animaux par surface selon les diverses classes de taille;
B, biomasse par surface des différents niveaux trophiques (poids sec);
C, activité métabolique pour divers groupes animaux et végétaux en % du total;
D, productivité brute des divers niveaux trophiques.

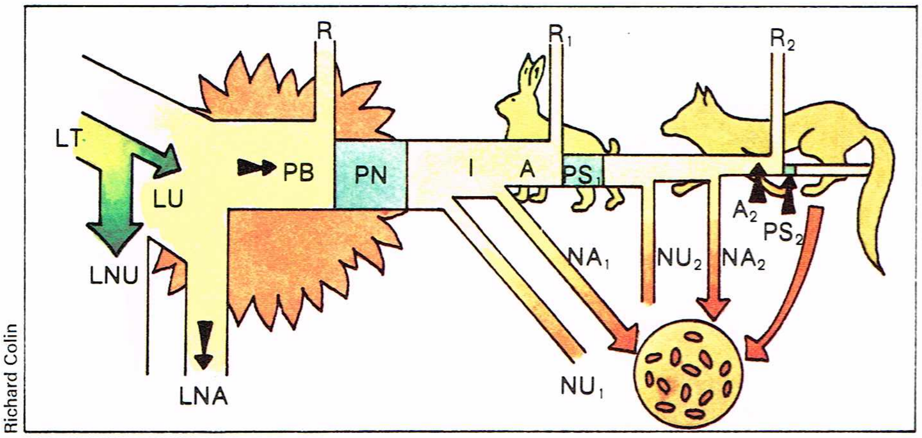
— d'autre part le flux d'énergie parvenant à l'écosystème et son utilisation à l'intérieur de celui-ci.

La première démarche n'est pas toujours réalisée complètement et la présentation des cycles biogéochimiques pour les éléments gazeux (gaz carbonique et oxygène), pour l'eau, pour l'azote et pour les éléments minéraux (macro-éléments et micro-éléments) se fait généralement à l'échelle de la biosphère. Il faut cependant savoir qu'un cycle biogéochimique peut être envisagé au niveau d'un écosystème, même d'étendue restreinte : Duvigneaud et son école (1971) ont réalisé, par exemple, une très belle étude sur les cycles des éléments minéraux dans une forêt belge.

Les études sur le bilan énergétique, le flux d'énergie et son utilisation ne sont d'ailleurs pas indépendantes de données à rattacher à l'étude des cycles. En effet, elles reposent essentiellement sur l'évaluation de la biomasse et de la productivité, annuelle le plus souvent, des principaux constituants : la connaissance du cycle de la matière organique est déductible pour sa plus grande part de celle des cycles du carbone et de l'azote.

L'expression des résultats est résumée très fréquemment sous forme de schémas par des pyramides écologiques (pyramides des nombres, des biomasses, des productivités, des énergies), ou par des modèles « hydrauliques » figurant le flux énergétique. Parmi les techniques mises en œuvre, les plus importantes sont celles qui permettent la détermination des biomasses et des productivités. Il est aussi nécessaire de connaître les régimes alimentaires, pour établir les réseaux trophiques.

Pour déterminer les régimes alimentaires, plusieurs techniques ont été utilisées dont certaines sont très originales. Dans quelques cas, on peut observer directement le prélèvement fait aux dépens de certaines plantes par l'animal : cela a été réalisé pour le lièvre, par Andersen, qui se servait d'un petit télescope. Mais la méthode la plus courante est l'analyse des contenus stomacaux, qui impose de tuer l'animal étudié; elle permet l'identification de certains débris solides : dents, fragments de squelette, coquilles, tégument des Insectes et autres Arthropodes, poils, sabots, ongles... mais elle est forcément très imparfaite si les liquides ou les parties molles d'une proie sont surtout consommés. Des cas particuliers n'obligent pas à détruire l'individu étudié : ainsi,



▲ ***Représentation schématique des transferts d'énergie à travers les trois niveaux principaux d'une chaîne trophique. (d'après Duvigneaud)***

dans les pelotes de régurgitation des rapaces, on retrouve de nombreux débris qui donnent une bonne idée du régime alimentaire.

Parmi les méthodes plus élaborées figurent l'utilisation des radio-isotopes et la méthode sérologique. Dans la première on utilise un radioélément comme le phosphore ou le césium radioactifs (P_{32} et Cs_{137}). Odum et Kuenzler (1963) ont fourni à des pieds de trois espèces de plantes, la petite oseille *(Rumex acetosella)*, une Graminée *(Sorghum halepense)* et *Heterotheca subaxillaris*, une solution contenant du phosphore radioactif qui est très rapidement absorbé au niveau des racines; ils ont ainsi montré que c'était un grillon et une fourmi qui se nourrissaient le plus activement sur ces plantes, car ils deviennent radioactifs les premiers au bout de une à deux semaines. Des prédateurs comme les Araignées ne le deviennent que plus tard et certains animaux comme les succines (Gastéropodes) ne sont que très faiblement radioactifs. Au contraire certains buveurs de nectar présentent une radioactivité importante très rapidement.

La méthode sérologique qui a été employée chez les Insectes pour la détermination des régimes alimentaires est la suivante. Si on suppose qu'une espèce A est consommée par diverses espèces prédatrices, on injecte de l'hémolymphe de cette espèce A à un lapin : à partir du sang de ce dernier, se forme un sérum anti-A dont on vérifie s'il agglutine ou non l'hémolymphe des prédateurs présumés (Fox et Mac Lellan, 1956; Dempster, 1960).

Flux d'énergie à travers l'écosystème

Schéma général de l'utilisation de l'énergie

La première étape est l'entrée de l'énergie dans le système biologique *sensu lato* que constitue l'écosystème. La source d'énergie est le rayonnement solaire, et l'assimilation de l'énergie se fait par l'intermédiaire des végétaux verts chlorophylliens qui sont les producteurs primaires.

Dans le rayonnement solaire, la partie afférente au rayonnement infrarouge, producteur de chaleur, n'est pas absorbée bien qu'il puisse influencer, dans leur rapidité notamment, les processus biologiques. Seule la lumière est susceptible d'être captée au niveau des pigments chlorophylliens ou assimilés, mais, sur la lumière totale (LT), une partie importante est perdue, surtout par réflexion (lumière non utilisée : LNU). Sur la partie réellement utilisée par la plante (lumière utilisée : LU) une partie est dissipée sous forme de chaleur lors de la transpiration et n'est donc pas absorbée pour la formation de matière organique (LNA : lumière non absorbée). La partie absorbée sert à synthétiser les glucides et correspond à la photosynthèse brute (PB); une partie des glucides formés est perdue pour le processus respiratoire (respiration : R). La matière organique formée, soit glucides, soit substances autres en dérivant, constitue la photosynthèse nette PN; celle-ci est matérialisée par la masse du végétal, dite biomasse (si l'on considère toute la matière formée et que l'on suppose qu'il n'y a pas eu de pertes), ou par la productivité primaire, qui est l'accroissement de la biomasse pendant un temps donné. Une partie de l'énergie lumineuse qui correspond initialement à un rayonnement physique est donc en définitive transformée en énergie potentielle chimique contenue dans les substances formées, le reste ayant été dissipé sous forme de chaleur (transpiration, respiration) ou réfléchi ou diffusé.

Si l'on considère le niveau trophique suivant, celui des *consommateurs* de premier ordre ou herbivores, leur nourriture s'effectue à partir d'un prélèvement (I_1 : quantité ingérée) sur les produits de la photosynthèse nette PN (NU_1 étant la partie de PN non utilisée). Sur la quantité I_1 d'aliments ingérés par l'herbivore, une partie n'est pas assimilée (NA_1) et se retrouve dans les excréments et l'urine; de la partie assimilée (A_1), seule une fraction participe à la production nette de matière vivante qu'on nomme production secondaire (PS_1), le reste étant utilisé au fur et à mesure pour la respiration (R_1).

Pour un carnivore se nourrissant de l'herbivore précédent, et prenant place au niveau trophique des *consommateurs de deuxième ordre,* on peut définir les mêmes quantités NU_2, I_2, NA_2, A_2, PS_2, R_2. Les quantités NU_1, NA_1, NU_2, NA_2... constituent la source d'aliments du niveau trophique des décomposeurs, pour lequel des chaînes semblables fonctionnent. En définitive toute l'énergie réellement entrée dans ce système biologique, après un passage pour partie sous forme d'énergie potentielle chimique, se retrouve dissipée sous forme de chaleur.

Non seulement ce schéma général linéaire ramifié doit être appliqué aux réseaux trophiques dans toute leur complexité, mais on doit encore, et c'est le plus important, pouvoir chiffrer, pour un écosystème donné, les grandeurs définies ou, tout au moins, une certaine partie d'entre elles, lorsque les autres sont susceptibles d'être obtenues indirectement par différence, par exemple. Dans le cas des producteurs primaires, comme les plantes vertes, la production nette PN correspond à la récolte assez facile à connaître, mais il est nécessaire de mesurer aussi soit la productivité brute PB, soit la respiration R et, en outre, les quantités LNA, liée à la transpiration, et LT, énergie lumineuse totale.

Pour les animaux, il faut connaître la nature et la quantité d'aliments ingérés pour être à même d'établir un bilan nutritionnel. Ce bilan doit fournir : d'une part, la quantité d'aliments ingérés I et la quantité d'excréments NA rejetés pendant 24 h, d'autre part le poids de l'animal relevé chaque jour. La valeur calorifique des aliments et excréments peut être obtenue par l'usage d'une bombe calorimétrique; dans le cas des aliments, si on connaît leur composition on peut calculer approximativement leur valeur calorifique en s'aidant de valeurs moyennes tenant compte de la plus ou moins grande proportion relative des glucides, lipides, et protides. Les différences entre les poids journaliers donneront la production secondaire nette PS et, en tenant compte de l'apport alimentaire et des excréments, on obtiendra la valeur de R; on pourra donc en déduire A. La quantité R correspond à l'ensemble des dépenses de calories assimilées qui ne servent pas à l'accroissement de poids de l'animal (PS) : ces dépenses sont les dépenses dites de maintenance qui comprennent les dépenses d'entretien (métabolisme de base) et les dépenses d'activité (déplacements et mouvements).

Biomasses et productivité

On désigne par *biomasse* la masse à un instant déterminé d'un organisme vivant, ou d'une population, ou d'une communauté étudiée comme écosystème. Elle s'exprime par unités de surface (pour les groupements terrestres) ou de volume (pour les biocénoses aquatiques) en grammes, kilogrammes ou tonnes de matière sèche; toutefois, pour les animaux, on utilise parfois les poids vifs.

On cherche aussi, le plus souvent, à donner l'équivalent en calories. Lors de l'étude d'un écosystème, on exprime les biomasses à chaque niveau trophique. Les parties mortes, la litière, l'humus, la matière organique des excreta qui ne constituent plus une partie de la biomasse, au sens étymologique du terme, peuvent être considérés comme une « nécromasse » *sensu lato,* constituant un niveau servant de source de nourriture aux décomposeurs et bioréducteurs. Duvigneaud, en 1974, a proposé pour « l'ensemble de toute la matière organique, vivante ou morte, comprise dans l'écosystème... de parler de matière organique totale de l'écosystème » (M.O.T.).

La *productivité* est la vitesse de production de la biomasse ; elle s'exprime par l'accroissement de la biomasse pendant un intervalle de temps déterminé. En se servant d'une image simple, on peut dire que « la productivité est à la biomasse ce que l'intérêt est au capital ». On parle de *productivité primaire* pour ce qui concerne les végétaux photosynthétiques, tirant leur énergie directement du rayonnement solaire, et de *productivité secondaire* à propos de tous les autres organismes, consommateurs ou décomposeurs, qui initialement ont leur source d'énergie à partir de la catégorie précédente.

La **mesure des biomasses** pose de difficiles problèmes, tant sur le plan de la définition exacte des quantités mesurées, que sur celui des techniques à utiliser.

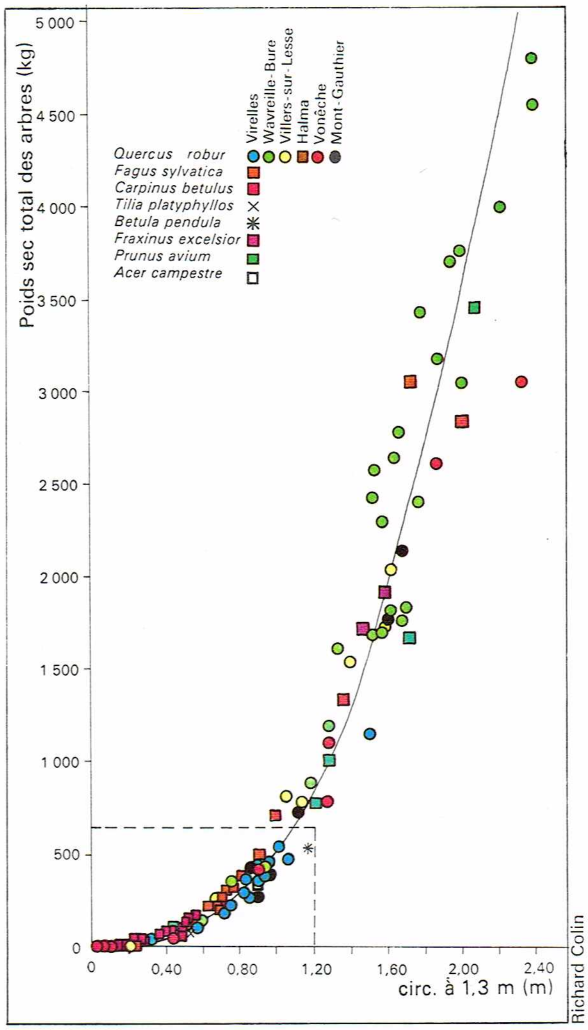
Pour la végétation terrestre, une méthode apparemment simple est celle de la récolte sur des surfaces échantillons convenablement choisies. Ainsi, il est aisé de recueillir Mousses, Lichens, parties aériennes des plantes supérieures herbacées, mais pour des racines il faut opérer un tri soigneux entre celles-ci et les particules minérales du sol : la séparation des divers éléments est délicate. Quand il s'agit de formations forestières, la méthode précédente, dite « destructrice », doit être entreprise sur des surfaces de quelques centaines de mètres carrés : elle est longue, coûteuse et présente l'inconvénient de ne pas permettre aisément la répétition sur plusieurs échantillons. C'est pourquoi, dans ce cas, on utilise des méthodes indirectes, notamment pour les arbres, où l'on s'inspire des mesures effectuées classiquement par les forestiers lors du cubage des bois. On a établi, pour d'assez nombreuses essences forestières, des tables permettant de déduire approximativement plusieurs données comme la biomasse du tronc, celle des branches, à partir d'une seule mesure, celle du diamètre du tronc à 1,30 m de hauteur. Pour les feuilles, s'il s'agit d'arbre à feuilles caduques, on recueille la litière au sol. On conçoit que les difficultés sont encore bien plus grandes quand il s'agit de connaître le poids des racines d'un arbre : il faut déterrer et séparer soigneusement un système racinaire parfois très développé latéralement et en profondeur. En réalité, la mesure directe de la biomasse des organes souterrains des arbres n'a été faite que rarement et, là aussi, on se sert de corrélations permettant des calculs indirects. La production de fruits (faînes, glands) est souvent pondéralement très importante et il ne faut pas la négliger.

Pour les animaux, l'obtention de la biomasse passe par une connaissance précise des différentes populations animales en ce qui concerne non seulement leur importance numérique totale mais encore leur structure démographique complète : effectifs pour les différents stades dans le cas des Insectes par exemple, effectifs dans les différentes classes d'âges pour les Mammifères... Il est souvent indispensable de séparer en outre les sexes, et l'on doit donc en définitive connaître les poids individuels selon l'âge et le sexe, ce qui est parfois très difficile à obtenir pour les espèces non domestiques.

Pour la microfaune et surtout pour les micro-organismes du sol des mesures de biomasse sont encore plus aléatoires et plus imprécises. Les mesures concernant la microflore de Bactéries et de Champignons sont relativement peu abondantes et il s'agit souvent d'évaluations approximatives : la biomasse en question est pourtant souvent considérable.

Pour les **mesures de productivité** il faut être à même d'évaluer des différences de biomasse entre deux instants donnés. Très généralement la productivité s'exprime sur un an, mais, quelquefois, on se réfère à des unités de temps plus courtes, la journée par exemple, ce qui correspond à des valeurs de la productivité en quelque sorte instantanées. Les difficultés de mesure sont les mêmes sur le fond que pour la biomasse, mais cependant multipliées par deux puisqu'en théorie il faut deux mesures différentielles pour obtenir une donnée.

En réalité, pour les mesures de *productivité primaire* la méthode de la récolte ne s'applique qu'à des groupements végétaux herbacés dont le rythme annuel est bien marqué ; elles sont réalisées plus commodément s'il s'agit de cultures de plantes annuelles par exemple. Pour les autres groupements terrestres comme les landes et les forêts et surtout pour les écosystèmes aquatiques, on a recours à des méthodes d'évaluation indirecte. Dans le cas d'un écosystème forestier comme pour la



◀ ***Représentation graphique de la relation entre le poids des arbres et la circonférence à 1,30 m, pour 8 essences caducifoliées appartenant à 6 écosystèmes forestiers distincts de Haute-Belgique (d'après P. Duvigneaud;* la Synthèse écologique-*Doin).***

biomasse, l'utilisation de corrélations à partir de quelques grandeurs faciles à obtenir est la règle. On peut aussi utiliser la quantité de gaz carbonique absorbé ; on mesure la variation de taux de gaz carbonique de l'air passant dans une enceinte transparente contenant une petite surface de végétation ou un rameau ; si l'on souhaite obtenir la productivité brute, il faut réaliser la même mesure à l'obscurité : la productivité est proportionnelle à la somme de la quantité de gaz carbonique absorbée à la lumière (photosynthèse apparente) et de celle rejetée à l'obscurité (respiration).

En milieu aquatique une méthode analogue est employée : elle consiste à mesurer l'oxygène rejeté dans un certain volume d'eau contenant du phytoplancton. La mesure nécessite l'utilisation de deux bouteilles, l'une opaque, l'autre transparente à la lumière ; dans la première le taux d'oxygène baisse à cause de la respiration du phytoplancton et éventuellement du zooplancton ; dans la seconde la libération d'oxygène correspond à la photosynthèse apparente du phytoplancton ; la somme des taux d'oxygène dans les deux bouteilles au bout d'un temps fixe est proportionnelle à la productivité primaire nette. D'autres méthodes utilisent des éléments radioactifs : l'une d'elles, notamment, est fondée sur la mesure de la vitesse d'incorporation du C_{14}, carbone radioactif.

Les résultats obtenus pour la mesure de la productivité sont assez variables à cause des difficultés de mesure et de la diversité des écosystèmes étudiés : cependant, un ordre de grandeur peut être fourni et permettre une comparaison entre les différents grands types d'écosystèmes ; d'après Odum, la productivité primaire brute exprimée en grammes de matière sèche produite par m^2 et par jour est :

— inférieure à 0,5 g/m^2/jour pour les déserts et l'Antarctique ;

— comprise entre 0,5 et 3 g/m^2/jour pour les steppes,

les savanes, les lacs profonds, les forêts de Conifères de montagne, les zones d'agriculture temporaire;

— de 3 à 10 g/m²/jour pour les lacs peu profonds, les zones d'agriculture permanente et les forêts humides.

Les plus fortes productivités s'observent pour les zones de culture intensive, pour les estuaires, les récifs de coraux et les marais littoraux comme la mangrove; les océans ont une productivité faible, inférieure à 0,5 g/m²/jour pour la zone située en dehors des plateaux continentaux; pour ces derniers les valeurs varient entre 0,5 et 3 g/m²/jour.

La *productivité secondaire* est encore bien plus difficile à estimer car il faut au moins pouvoir évaluer la variation pondérale des populations entre deux instants, ce qui suppose une parfaite connaissance des nombres d'individus et de leur poids. En outre, si l'on veut pouvoir juger du rôle des animaux dans les écosystèmes, il est indispensable de connaître les régimes alimentaires, de fixer l'appartenance d'une espèce à un ou plusieurs niveaux trophiques, de procéder à des bilans nutritionnels. Les données relatives à la productivité secondaire varient beaucoup selon les espèces, et les renseignements les plus abondants se rapportent à des animaux soit domestiques ou d'élevage, soit exploités par la pêche ou la chasse. Il est très fréquent d'ailleurs qu'on ne puisse fournir pour les animaux que des données concernant la biomasse; mais il y a généralement une certaine proportionnalité entre biomasse et productivité, et ces valeurs ont donc une valeur certaine d'information, surtout pour des comparaisons.

On peut ainsi indiquer, en se référant à des valeurs obtenues par divers auteurs et rassemblées surtout par Lamotte et Bourlière, que les biomasses exprimées en tonnes de poids vif par km² sont, par exemple, pour des Mammifères herbivores sauvages :

— de 24,4 t/km² dans des plaines du Parc national Albert (Congo);

— de 13,2 t/km² pour une steppe en pays Masaï (Kenya);

— de 3,5 t/km² pour la prairie américaine dans le Montana;

— de 1 t/km² pour une forêt à Cervidés d'Écosse;

— de 0,8 t/km² pour la toundra à caribous;

— de 0,08 t/km² pour une steppe dans la zone du Sahel (Tchad).

Pour les Oiseaux, les chiffres, exprimés en kg par km², sont extrêmement variables et vont de 0,5 pour une lande à bruyères du nord-ouest de l'Allemagne à 130 pour des rivages marins, en passant par 58 pour une forêt mixte finlandaise. La biomasse des Invertébrés, malgré la petite taille des individus qui la forme, est parfois considérable et parfaitement comparable à celle des Mammifères herbivores; ainsi, pour une savane herbacée (à Andropogonacées) de la Guinée, au moment de la saison des pluies, les Invertébrés représenteraient 25 t de poids frais par km²; et pour la sansouire de Camargue 5,5 t par km².

Pour le milieu aquatique, d'assez nombreux chiffres sont avancés, très souvent issus de données statistiques sur la pêche en mer (données de la F.A.O.); en eau douce, les essais de pisciculture fournissent aussi une grande part des données. Ces données seront fournies au cours de l'étude plus détaillée des communautés aquatiques marines et d'eau douce.

Les rendements

En écologie, la notion de rendement utilisée est une notion de rendement énergétique, donc identique à celle utilisée à propos des moteurs par exemple. On veut en effet se rendre compte de l'efficacité des « rouages » de l'écosystème, soit en considérant un de ses éléments (population d'une espèce avec son bilan nutritionnel), soit en envisageant le passage d'un niveau trophique à un autre. Le rendement agronomique d'une culture (*n* quintaux de blé à l'hectare) est une productivité ou production primaire partielle; le terme rendement a alors un sens différent.

Plusieurs rapports définissent des rendements écologiques :

— Le rapport $\frac{PN}{LT}$, productivité nette sur lumière totale, qui représente l'*efficacité photosynthétique;* ce rapport est généralement très faible, de l'ordre de 1 % et parfois moins.

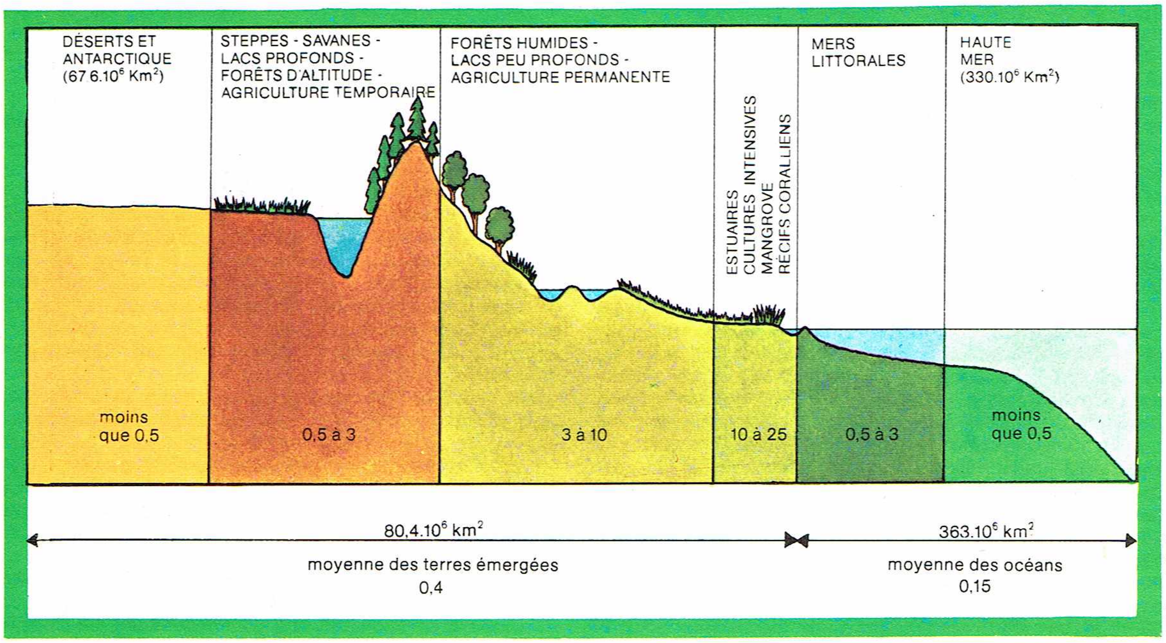
— Des rapports significatifs de l'*efficacité écologique* du passage d'un niveau trophique au niveau immédiatement supérieur; on distingue :

● le rendement de l'énergie apportée à un niveau trophique donné : $\frac{I_2}{I_1}, \frac{I_3}{I_2}, ...,$ et $\frac{I_1}{LU}$, dans le cas du rapport de l'énergie ingérée par les consommateurs primaires à l'énergie utilisée par les producteurs primaires;

● le rendement de l'assimilation à un niveau trophique donné, soit $\frac{A_2}{A_1}, \frac{A_3}{A_2}, ...,$ et $\frac{A_1}{PB}$ dans le cas des consommateurs primaires; ce sont des rapports souvent utilisés mais assez difficiles à obtenir;

● le rendement de la production à un niveau trophique donné, obtenu par les rapports des productivités nettes : $\frac{PS_1}{PN}, \frac{PS_2}{PS_1}, \frac{PS_3}{PS_2}...$ qui sont donc les plus immédiatement accessibles par les méthodes de « récolte » et de pesée.

En pratique ces rapports pour un même niveau trophique sont assez voisins les uns des autres, et, dans l'ensemble, on donne pour eux un ordre de grandeur de l'ordre de 10 %; cependant, les observations réalisées



▶ **Productivité primaire brute** ***en grammes de matière sèche par m² et par jour pour les grands types d'écosystèmes de la biosphère (d'après Odum; Dajoz,*** **Précis d'écologie,** ***Dunod).***



Marka

▲ ***Les* écosystèmes « jeunes »*, telle cette agriculture moderne dans le Texas, ont plutôt un* rôle de production en quantité.**

montrent qu'ils sont souvent bien inférieurs. Le schéma fourni par les pyramides énergétiques de productivité permet une appréciation presque immédiate de ces rapports par la comparaison de la longueur des deux segments contigus.

— Les rapports tels que $\frac{PS_1}{I_1}, \frac{PS_2}{I_2}$... qui expriment le *rendement écologique de croissance ;* on calcule le rapport de la quantité de matière vivante produite par rapport à la quantité de matière ingérée : cette notion est utilisée par les éleveurs, lorsque, par exemple, ils évaluent la quantité d'herbe ou d'aliments qui a été nécessaire pour produire telle quantité de viande.

— *Le rendement d'assimilation* $\left(\frac{A_1}{I_1}, \frac{A_2}{I_2}...\right)$ et le *rendement de production* $\left(\frac{PS_1}{A_1}, \frac{PS_2}{A_2}...\right)$ traduisent la façon dont une espèce, en tant qu'individu ou population, utilise la nourriture en tenant compte respectivement de la partie de nourriture perdue dans les excréments et de la partie d'énergie perdue par la respiration ; le rendement d'assimilation s'exprime aussi, pour les producteurs primaires, par $\frac{PB}{LA}$, rapport de l'énergie correspondant à la productivité brute à l'énergie lumineuse utilisée à la fois pour la transpiration, la respiration ainsi que la production nette.

Caractéristiques générales de l'écosystème

Un écosystème est bien décrit lorsqu'on connait les différents trophiques, les biomasses et les productivités correspondantes, et que l'on peut donner alors un schéma de son fonctionnement énergétique à un moment donné. D'autres éléments, comme la vitesse de recyclage de la matière organique et des éléments, sont aussi à prendre en compte, ainsi que tous les aspects liés à la *dynamique de l'écosystème* qui sont fondamentaux.

En effet, d'une année sur l'autre, les données caractérisant le fonctionnement de l'écosystème varient : il peut s'agir de fluctuations réduites liées aux conditions climatiques générales, mais aussi d'une variation marquant une tendance évolutive et suivant l'évolution même de la biocénose. Si l'on considère une série évolutive simplifiée telle que : sol nu → pelouse → lande → forêt, au fur et à mesure que cette séquence se déroule la biomasse s'accroît à partir de la productivité cumulée des différentes années. Lorsque pour la biocénose le climax est atteint, c'est-à-dire qu'elle est en état d'équilibre avec les conditions climatiques, la biomasse est optimale mais la productivité nette est plus faible. Une autre grandeur nommée *productivité nette de l'écosystème* (PNE) est obtenue en déduisant de la productivité primaire brute PB, non seulement l'énergie perdue par la respiration des producteurs primaires autotrophes eux-mêmes RA (PB — RA = PN = productivité primaire nette), mais en plus celle utilisée par la respiration des hétérotrophes RH (respiration des animaux et des décomposeurs) ; cette grandeur, PNE, traduit bien dans ses variations l'évolution de l'écosystème. En effet, à l'équilibre climatique, cette valeur, PB — (RA + RH) = PNE, est nulle ; concrètement, pour une forêt climatique non exploitée par exemple, cela signifie que le bilan entre la matière organique produite dans l'année et sa décomposition dans le sol est nul, bien que la biomasse totale reste inchangée. On dit que l'écosystème est un *écosystème mûr ;* les premiers stades d'évolution sont au contraire des *écosystèmes jeunes* ou *immatures*.

Une succession évolutive s'accompagne d'un certain nombre de transformations.



M. Pedone

▲ ***Les** écosystèmes « **mûrs** » comme cette forêt de hêtres au printemps sont importants pour la protection des sols, la régularisation du régime hydrique, les loisirs, l'esthétique... et sont ainsi générateurs d'une **production de qualité**.*

— Sur le *plan énergétique,* alors que la biomasse B s'accroît, la productivité brute PB tend à se stabiliser, le rapport $\frac{PB}{B}$ élevé pour les stades jeunes diminue ensuite ; le rapport $\frac{PN}{B}$ est de même élevé au début, il diminue ensuite mais reprend des valeurs assez fortes au climax ; enfin au terme évolutif PNE = O et PN = M, M représentant la biomasse qui meurt dans un an et PN la productivité primaire annuelle.

— Sur le plan de la *composition biocénotique* et de la *structure :*

● La diversité spécifique s'accroît ; cette grandeur, qui s'exprime par divers coefficients dont le plus connu est celui de Shannon-Wienner, tient compte du nombre d'espèces présentes par unité de surface (variabilité spécifique) et du nombre d'individus par espèce (équitabilité) ; on considère couramment que la diversité favorise la stabilité de l'écosystème. La notion de diversité et sa liaison avec la stabilité ont un caractère général. Ainsi, à l'échelle d'une zone agricole, un territoire de polyculture est plus diversifié qu'une région de monoculture : il est aussi plus stable dans la mesure où il risque moins de perdre toute productivité en cas de conditions climatiques brusquement difficiles, où il est moins sensible au développement rapide d'une épidémie parasitaire, et où même il est moins sujet à une conjoncture économique affectant brutalement le prix d'un seul produit.

Au sein de l'écosystème, la diversité peut se manifester à d'autres niveaux : Margaleff a, par exemple, signalé la diversité biochimique qui résulte de l'augmentation du nombre des pigments assimilateurs au cours d'une succession biocénotique en milieu aquatique. La stabilité ne représente pas une situation figée, mais, au contraire, la possibilité d'une homéostasie permettant de résister à des variations des conditions extérieures et de retrouver un équilibre.

● La structure se complique, et l'organisation spatiale s'affirme : ce sont d'ailleurs aussi les signes d'une augmentation de la diversité. Les chaînes trophiques, qui, dans les premiers stades, sont plutôt linéaires tendent à être remplacées par des réseaux de plus en plus complexes ; parallèlement le rôle des détritivores s'accroît, ainsi que leur diversité spécifique. En ce qui concerne la structure spatiale, l'organisation en strates, pour une forêt par exemple, s'établit peu à peu, chaque niveau étant de plus en plus complexe et mieux adapté à une fonction particulière (feuillages de la couronne des arbres adaptés à un éclairement maximal et ombrageant les strates inférieures ; strates basses formées de plantes sciaphiles aptes à utiliser une lumière d'intensité réduite ; horizons superficiels du sol avec organismes assurant la décomposition des litières...).

— En ce qui concerne les relations avec les autres écosystèmes on distingue, comme nous l'avons déjà signalé : les écosystèmes « ouverts », ayant d'assez nombreux échanges, des écosystèmes « fermés », qui ont peu de relations extérieures ; ce dernier cas est plus fréquent dans le cas de systèmes mûrs, pour lesquels le recyclage de la matière organique et des matières minérales qui lui sont liées, se fait entièrement sur place. Duvigneaud (1974) fait remarquer que, pour l'utilisation par l'homme, les écosystèmes « jeunes » (cultures par exemple) ont plutôt un rôle de production en quantité, alors que les écosystèmes « mûrs » (forêts climatiques ou traitées par prélèvements discrets) sont plus importants pour la protection des sols, la régularisation du régime hydrique, les loisirs, l'esthétique... et sont ainsi générateurs d'une production de qualité. Il note que certains écosystèmes cumulent les deux types de fonctions et propose pour eux le terme d'« écosystèmes de compromis ».



D. La Chaise

Quelques exemples d'écosystèmes

Le but primordial de l'écologiste, qui est de connaître le fonctionnement complet d'un écosystème et de le présenter en unités d'énergie, est très difficile à atteindre dans la pratique. De fait, un nombre très réduit d'écosystèmes ont pu être étudiés de façon assez complète : on pourrait dire qu'ils se comptent sur les doigts de la main, bien que l'effort de recherche scientifique dans ce domaine ait été considérablement amplifié depuis quelques années.

Quelques études sont d'ores et déjà devenues classiques; ce sont essentiellement, pour les premières, des travaux américains :

— ceux d'Odum en 1955 sur le récif de coraux d'Enivetok, et en 1957 sur les marais de Silver Springs en Floride;

— ceux de Teal sur une source froide du Massachusetts (1957) et sur un marais salé de Georgie (1962);

— ceux de Golley (1960) sur un champ en friche du Michigan.

Pour les équipes européennes, plusieurs travaux sont à citer :

— Sur la prairie, pour les élevages bovins, Mac Fayden (1964) en Grande-Bretagne a fourni un bilan complet; en France des données concernant l'écologie prairiale ont été rassemblées par Hedin et Duval (1967), et une étude plus exhaustive de l'écosystème est en cours par Mme Ricou et ses collaborateurs.

— Pour la forêt à feuilles caduques d'Europe, Duvigneaud et son équipe (1957, 1964, 1971...) ont donné une bonne image de l'écosystème tant sur le plan énergétique que sur celui des cycles des éléments minéraux.

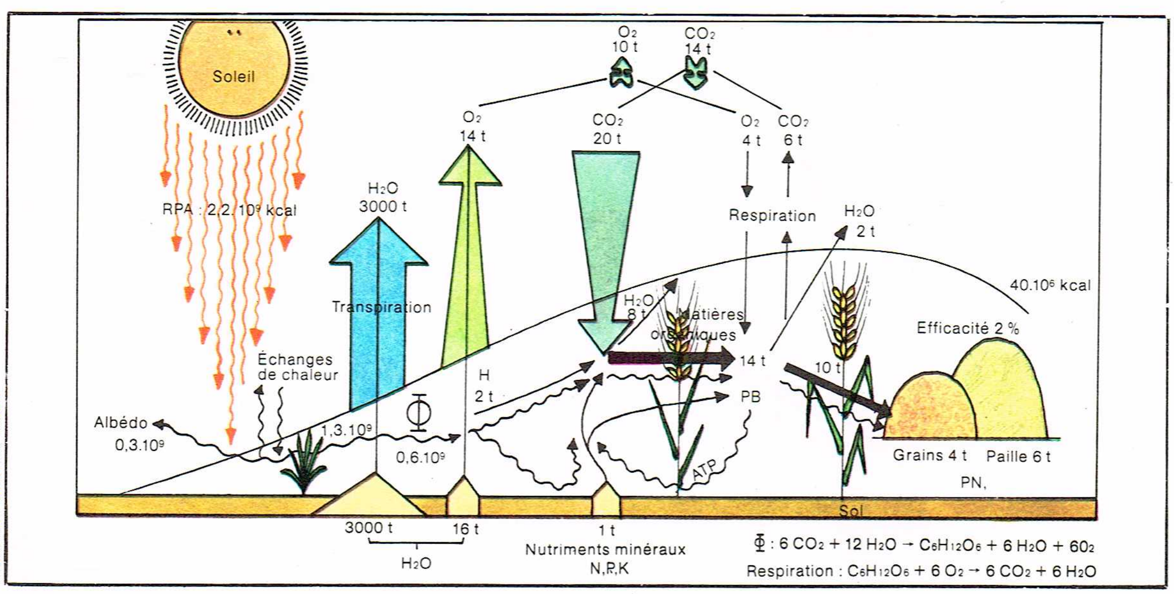
— Pour la savane de la région de Lamto (Côte-d'Ivoire), Lamotte et ses collaborateurs (Paris) rassemblent depuis plusieurs années de très nombreuses données sur ce type d'écosystème.

— En U.R.S.S., Nichiporovich (1968) a quantifié le fonctionnement énergétique d'un hectare de froment.

On remarque que ces recherches concernent surtout des communautés terrestres ou aquatiques d'eau douce de petite taille; en ce qui concerne les écosystèmes aquatiques de grande étendue et notamment les océans, les données sont encore plus fragmentaires.

Par la présentation plus détaillée des principaux résultats, pour quelques écosystèmes parmi les mieux connus, il est possible de montrer l'application pratique des divers concepts permettant la description du fonctionnement de l'écosystème.

▲ *Un exemple d'écosystème dont le fonctionnement fait actuellement l'objet d'études approfondies : la* **savane guinéenne à rôniers et aux tapis graminéens à Andropogonées de la région de Lamto (Côte-d'Ivoire).**



redessiné Richard Colin

◀ ***Représentation schématique du fonctionnement d'un hectare de l'écosystème « champ de blé »** (d'après Nichiporovitch; Duvigneaud,* **la Synthèse écologique,** *Doin).*

● **Les marais de Silver Springs en Floride** (Odum, 1957), situés en zone subtropicale, sont alimentés par des sources à température voisine de 23 °C et pratiquement constante au cours de l'année. La végétation est formée surtout par une Monocotylédone qui domine *(Sagittaria lorata)* et par quelques autres plantes supérieures *(Ceratophyllum demersum, Potamogeton sp., Vallisneria sp., Naias sp.)*; parmi les Algues on trouve des Algues filamenteuses, des Diatomées épiphytes et de nombreuses Algues unicellulaires. Pour ce niveau trophique constitué par les autotrophes, la biomasse (809 g de matière sèche par m²) est surtout formée par le *Sagittaria lorata,* tandis qu'en ce qui concerne la productivité primaire brute (6 390 g/m²/an de matière sèche) il n'intervient que pour un tiers, les Algues, à plus grande vitesse de croissance, jouant le rôle essentiel. Pour évaluer la quantité de nourriture disponible pour les herbivores, il faut soit retrancher :

— la partie perdue par respiration, soit 600 g/m²/an : la productivité nette est donc de 5 790 g/m²/an;

— l'exportation sous l'effet du courant : 766 g/m²/an;

— la part qui sert directement de nourriture aux décomposeurs, soit environ 1 500 g/m²/an;

soit ajouter un apport extérieur végétal de 120 g/m²/an environ.

Au total, les herbivores, d'une biomasse de 37 g/m², qui sont des Poissons, des Chéloniens *(Pseudemys floridana* et *P. nelsoni),* des Crustacés, des Gastéropodes, des larves d'Insectes..., disposent d'environ 3 640 g/m²/an. Les herbivores fournissent aux carnivores une quantité de nourriture d'un peu plus du dixième de la quantité précédente, compte tenu de la consommation par la respiration et des exportations en dehors de l'écosystème (envol d'imagos d'Insectes...).

Les carnivores, dont la biomasse est de 11 g/m², et qui sont des animaux de position systématique variée (Oiseaux, Amphibiens, Poissons, Insectes, Acariens...) servent de nourriture à d'autres carnivores dits « carnivores secondaires » (« top-carnivores » des auteurs anglo-saxons) dont la biomasse est de 1,5 g/m² et qui sont des Reptiles (alligator) et des Poissons *(Lepidosteus, Amia).*

Les décomposeurs (Bactéries et détritivores comme l'écrevisse *Procambarus fallax*) représentent une biomasse de 4,6 g/m².

La pyramide des biomasses et le modèle « hydraulique » figurant les transferts d'énergie résument le fonctionnement de l'écosystème. Les quantités de matière organique sont au préalable transformées en kcal/m²/an, pour pouvoir utiliser cette seule unité pour toutes les données. Une pyramide énergétique des productivités pourrait aisément être déduite du schéma représentant le flux énergétique ; on peut aussi calculer les rendements d'assimilation :

— pour les producteurs primaires : $\frac{PB}{LA} = 5\ \%$;

— pour les herbivores : $\frac{A_1}{PB} = 11\ \%$;

— pour les carnivores primaires : $\frac{A_2}{A_1} = 16\ \%$;

— pour les carnivores secondaires : $\frac{A_3}{A_2} = 6\ \%$.

Le rapport $\frac{PB}{B} = \frac{6\ 390}{819}$ est proche de 8, ce qui indique une forte activité, normale sous ce climat. Odum estime que cet écosystème est stable et qu'il a pratiquement atteint son stade climatique.

● **La forêt caducifoliée européenne** (Duvigneaud et coll., à partir de 1957). Les forêts de Belgique sont de divers types phytosociologiques, et donc de composition floristique différente selon les types de sol. L'équipe de Duvigneaud a effectué de nombreux travaux permettant de comparer entre elles notamment la hêtraie (à Mirwart) et la chênaie-charmaie (à Wawreille, Férage et Vonêche). Le cycle des éléments minéraux a aussi été envisagé en détail.

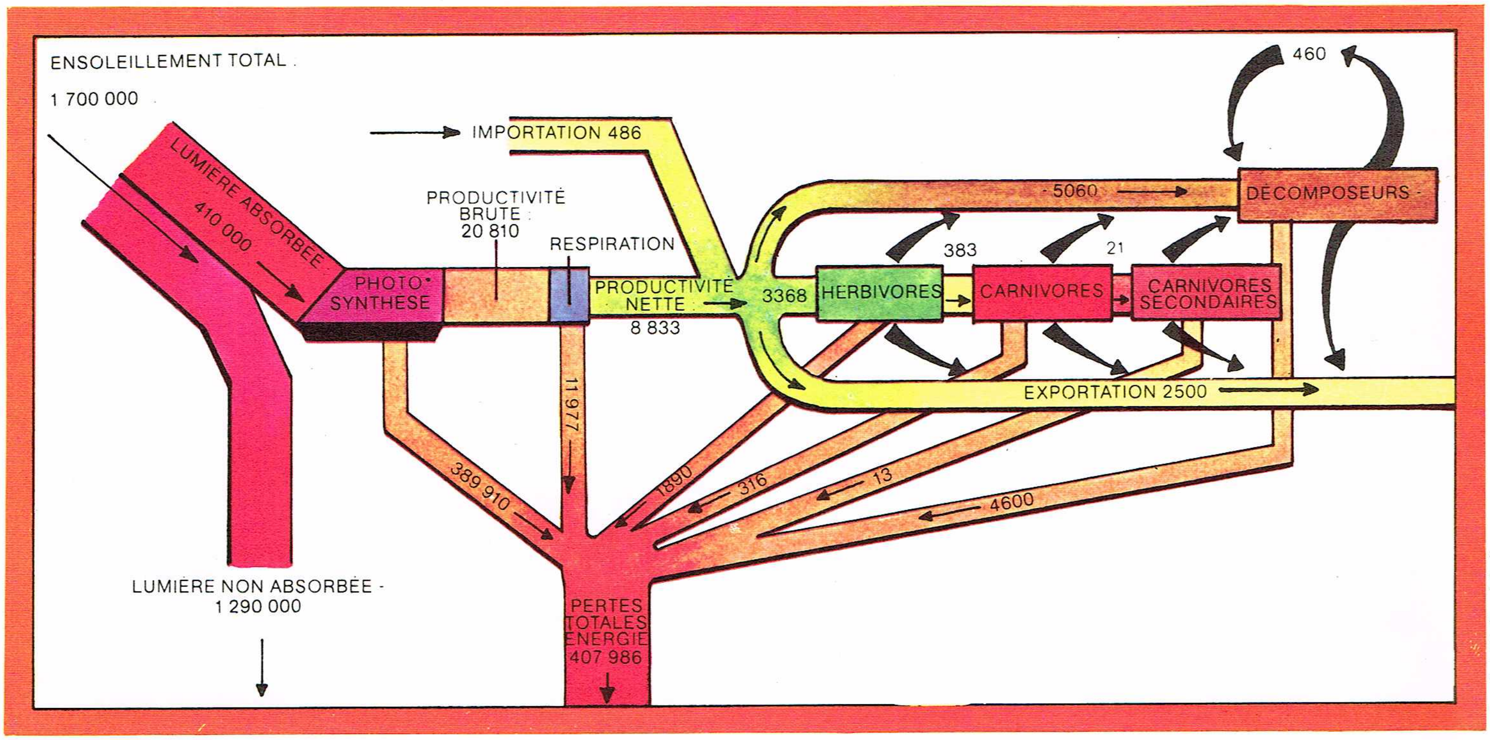
Pour une forêt feuillue de 120 ans avec un taillis en sous-bois, Duvigneaud fournit les données suivantes :

— La biomasse végétale totale est estimée à 315 tonnes de matière sèche à l'hectare dont 2 t seulement pour les plantes herbacées (1 t pour les parties aériennes et 1 t pour les parties souterraines) ; pour les arbres et le taillis, la biomasse se décompose en 3 t pour les feuilles, 76 t pour les branches, 180 t pour les troncs et 54 t pour les souches et racines.

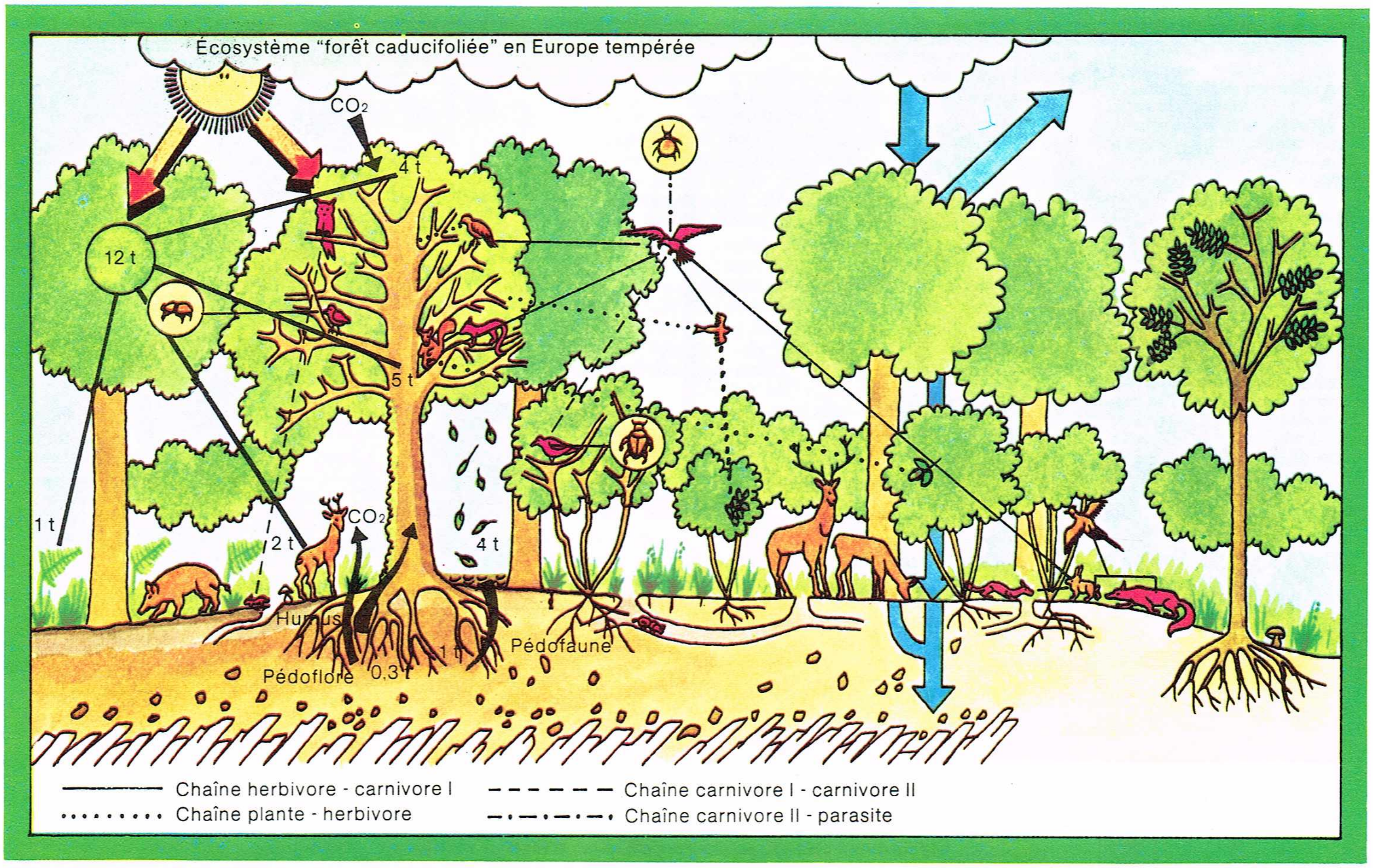
— La biomasse des animaux en poids vif est pour les grands Mammifères (cerf, chevreuil, sanglier) de 2,2 kg/ha, pour les petits Mammifères (Rongeurs, Insectivores, Carnivores) de 5 kg/ha et pour les Oiseaux de 1,3 kg/ha, soit pour l'ensemble des consommateurs herbivores et carnivores appartenant aux groupes des Mammifères et des Oiseaux 8,5 kg/ha. Il faudrait connaître l'apport des autres groupes et surtout des Insectes (défoliateurs, mangeurs de bois, de semences...), qui doivent représenter une grande masse, pour avoir une idée plus complète de l'importance de ces niveaux trophiques de consommateurs.

— La biomasse de la faune du sol (poids frais) est de 1 t à l'ha, dont 600 kg/ha pour les seuls lombrics, et la biomasse de la flore bactérienne et fungique de l'ordre de 0,3 t/ha.

▼ ***Schéma des transferts d'énergie dans les* Silver Springs, *en kcal/m²/an. En hachures sont représentées les pertes dues à la respiration, et par les végétaux sous forme de chaleur (d'après Odum, 1957; Dajoz,* Précis d'écologie, *Dunod).***



redessiné Richard Colin

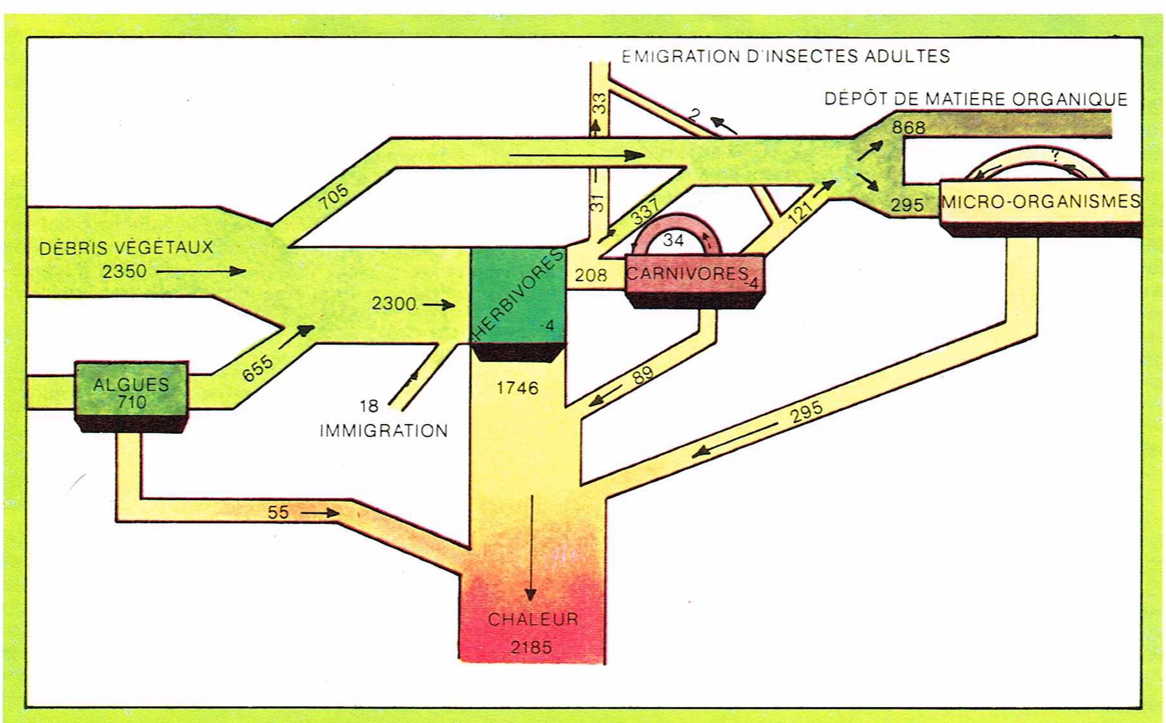


redessiné Richard Colin

En ce qui concerne la productivité primaire : l'énergie solaire reçue totale LT est de $9 \cdot 10^9$ kcal/ha/an, et c'est seulement 1,5 % (efficacité photosynthétique) de cette quantité, qui fournit 30 t/ha de productivité brute. Les pertes respiratoires sont de l'ordre de 50 %, et la productivité primaire nette de 15 t de matière sèche par ha et par an représentant $7 \cdot 10^7$ kcal. Ces 15 t de matière sèche se répartissent en 8 t de bois, 3 t de feuilles, 1 t de fruits, fleurs et écailles, 2 t de racines : soit 14 t pour les arbres et taillis, et 1 t pour les herbes. Malgré l'importance de ces résultats on est encore assez mal renseigné sur les transferts d'énergie, surtout pour les niveaux impliquant l'action des consommateurs. On note cependant l'importance des détritivores dans le fonctionnement de l'écosystème forestier tempéré.

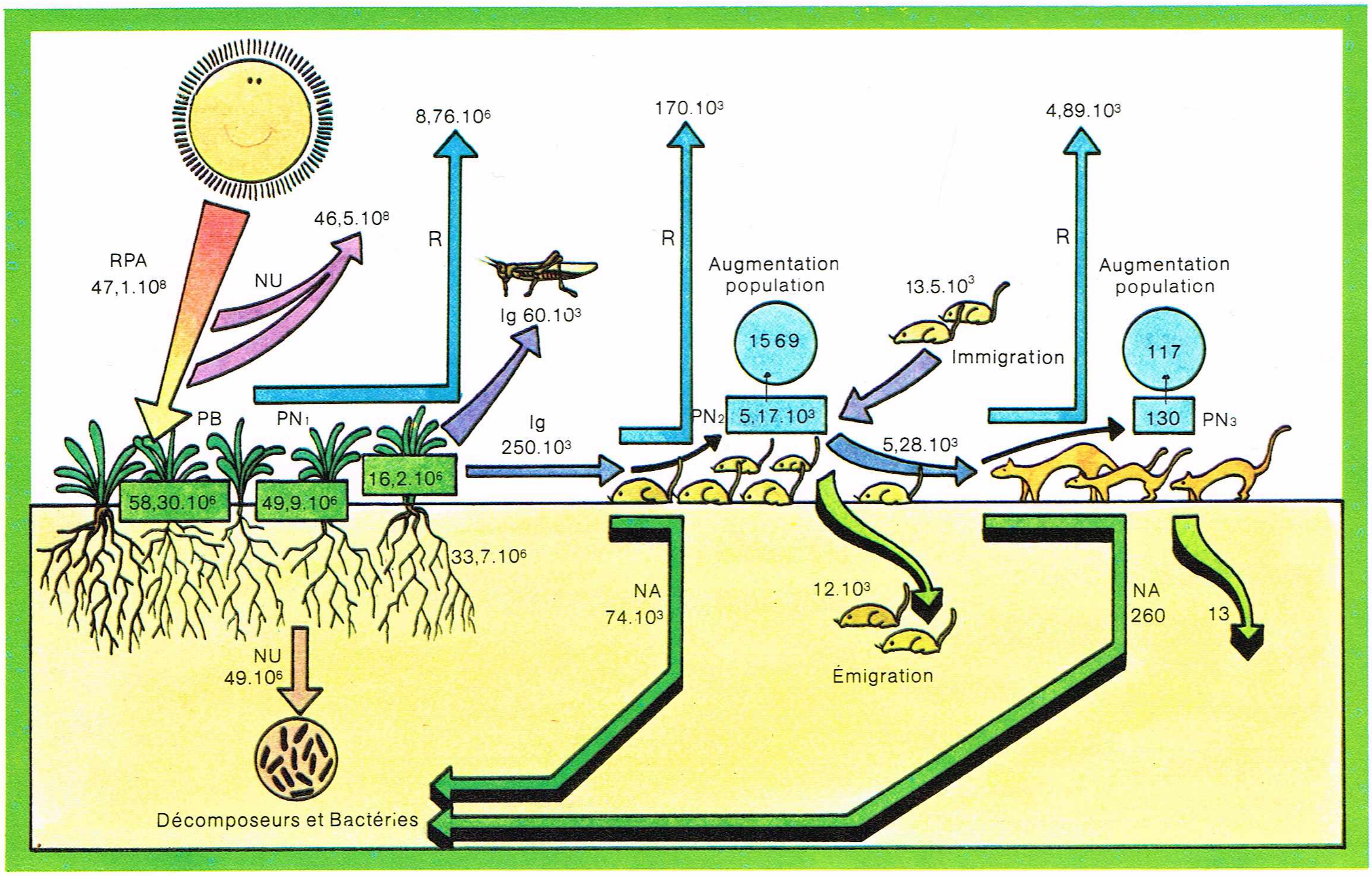
• **La source froide du Massachusetts** (Teal, 1957). Cet exemple permet d'illustrer plusieurs points, parmi lesquels l'existence de relations avec les écosystèmes voisins et le fait qu'un écosystème ne peut être étudié facilement que s'il est relativement simple. En

▲ ***Représentation schématique du fonctionnement de l'écosystème*** **« forêt caducifoliée »** ***en Europe tempérée (d'après Duvigneaud,*** **la Synthèse écologique,** ***Doin).***



redessiné Richard Colin

◀ ***Transferts d'énergie dans*** **une source froide du Massachusetts.** ***Les hachures indiquent les pertes dues à la respiration, et par les végétaux sous la forme de chaleur (d'après Teal, 1957 ; Dajoz,*** **Précis d'écologie,** ***Dunod).***



redessiné Richard Colin

▲ ***Représentation schématique d'une*** **chaîne trophique** ***dans la prairie à*** **Poa compressa** ***du Michigan (d'après Golley;*** **Duvigneaud,** **la Synthèse écologique,** ***Doin*).**

effet, Teal a étudié une petite mare d'environ 2 m de diamètre, profonde de 10 à 20 cm, dont l'eau provient d'une source. La température de l'eau reste, au cours de l'année, assez constante : elle est comprise entre 8 et 11 °C. Un apport important de matière organique constituée par divers débris végétaux, dont les feuilles mortes de la végétation alentour, constitue une source de nourriture pour les herbivores et les décomposeurs. Dans le bilan énergétique, il faut donc ajouter cet apport extérieur (2 350 kcal/m^2/an) à l'énergie solaire fixée par les producteurs primaires qui sont essentiellement des Algues (*Spirogyra* et d'autres Algues filamenteuses), des Diatomées et une lentille d'eau *(Lemna minor)*. La productivité brute par photosynthèse est de 710 kcal/m^2/an; l'apport énergétique initial est donc aux 3/4 fourni par les débris végétaux, et pour 1/4 seulement dû aux végétaux chlorophylliens. La faune est peu abondante : elle est surtout formée de détritivores (Vers Oligochètes, Crustacés, Mollusques, larves d'Insectes) et de quelques carnivores. Pour l'ensemble des deux niveaux trophiques des herbivores (Invertébrés détritivores surtout) et des carnivores la productivité est négative (— 8 kcal/m^2/an). Ceci s'explique en tenant compte de l'évolution de la biocénose : en effet, un tel écosystème n'est pas stable et ses échanges avec l'extérieur sont importants. Les causes de l'ouverture de l'écosystème et de son évolution sont :

— l'apport détritique extérieur (2 350 kcal/m^2/an);

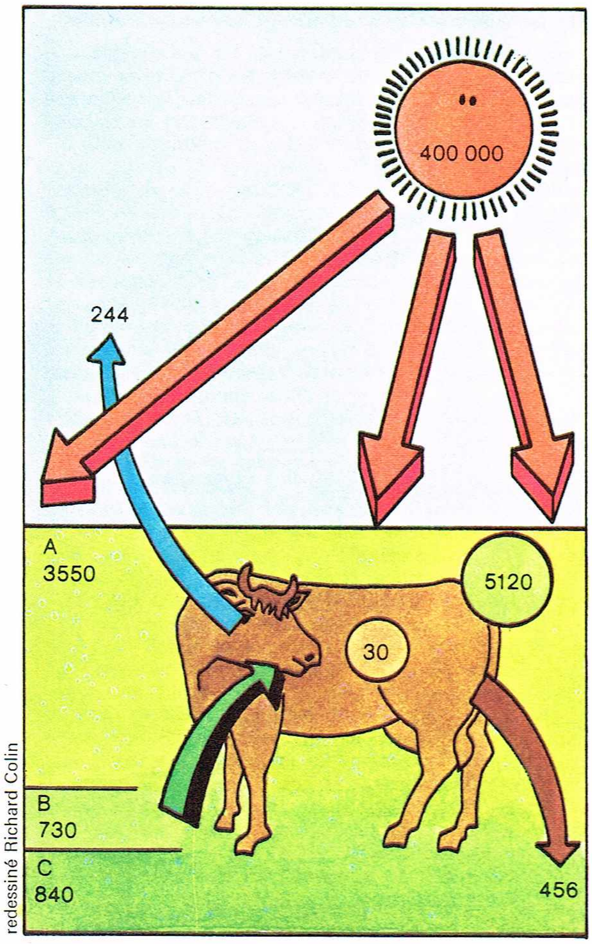
— l'accumulation de matière organique sur place par dépôt (868 kcal/m^2/an);

— l'émigration d'animaux (Insectes adultes ailés : 35 kcal/m^2/an).

Une telle biocénose, considérée en tant qu'écosystème, n'est pas, en réalité, indépendante de l'extérieur. C'est le cas pour tous les milieux d'eaux douces non courantes (mares, étangs, lacs...), dont la dépendance extérieure est d'autant plus forte que la taille est plus petite. En effet, pour ces biotopes il y a, à partir du milieu environnant, apport d'eau, de substances minérales, de matière organique détritique, et une tendance évolutive générale au comblement progressif.

● **Le champ abandonné du Michigan** (Golley, 1959, 1960). La biocénose étudiée est une prairie basse à Graminées *(Poa compressa)*, renfermant aussi des pieds de carotte sauvage *(Daucus carota)*, de chardon *(Cirsium arvense)* et de linaire *(Linaria vulgaris)*. Les herbivores consommateurs de premier ordre sont presque uniquement représentés par des campagnols *(Microtus pennsylvanicus)* et leurs prédateurs sont des belettes *(Mustella rixosa)*. Golley a étudié les transferts d'énergie pour une période de végétation active allant de mai à septembre pour la chaîne alimentaire : herbes → campagnol → belette. L'efficacité photosynthétique est de l'ordre de 1 %; les *Microtus* n'utilisent à leur tour qu'environ 2 % de la nourriture disponible et le rendement écologique de croissance $\frac{PS_1}{I_1}$ n'est que de 2 %; bien que les belettes consomment plus que la productivité des campagnols sur place, car elles utilisent aussi un apport migratoire extérieur, la population des campagnols tend à augmenter; il en est de même d'ailleurs pour les belettes : ceci traduit l'évolution de la biocénose, qui sur le plan de la végétation, à assez long terme, conduirait à l'apparition de plantes ligneuses et au boisement. Le rendement de croissance des belettes $\frac{PS_2}{I_2}$ est meilleur (de l'ordre de 30 %) : malgré cela, si l'on passe de l'énergie initiale à celle correspondant à la population de belettes, l'efficience écologique totale n'est que de 0,000 000 5. L'énergie perdue par la respiration, évaluée par les rapports, est de plus en plus forte pour les maillons les plus élevés de la chaîne; la perte est de 15 % pour les herbes, 68 % pour le campagnol, 93 % pour la belette.

● **La prairie d'élevage** (Mac Fayden, 1964). Le bilan énergétique a été établi pour des bœufs pâturant un pré semi-naturel en Grande-Bretagne. L'énergie solaire apporte, par m^2, 400 000 kcal/an; la productivité primaire de l'herbe est équivalente à 5 120 kcal/m^2/an. Sur cette quantité seulement 730 kcal sont utilisées par les bœufs qui élaborent ainsi une productivité secondaire nette de 30 kcal. Le reste a des destinées diverses :



◀ *Représentation schématique* **du flux d'énergie et des productivités primaires et secondaires** *(entourées d'un cercle)* **dans un écosystème simple** *(bœufs sur un pré) correspondant à une prairie de Grande-Bretagne. Les chiffres sont donnés en kcal/m²; A, parties mortes ou écrasées livrées aux décomposeurs; B, nourriture des bœufs; C, nourriture d'autres herbivores; on notera la mauvaise utilisation des calories alimentaires par le bœuf : excédents énormes de la respiration et de l'excrétion sur la production nette (30 kcal) [d'après Mac Fayden et la Nuffield Foundation; Duvigneaud,* **la Synthèse écologique,** *Doin*].

— 244 kcal/m²/an sont perdues par la respiration des bœufs;

— 456 kcal/m²/an se retrouvent dans les excréments des mêmes animaux;

— 3 550 kcal/m²/an correspondent au fourrage piétiné et écrasé;

— 840 kcal/m²/an sont utilisées par les autres herbivores.

Une grande partie, plus de 4 000 kcal/m²/an, (3 550 + 840 = 4 390 kcal/m²/an), soit les 4/5 de la productivité primaire de l'herbe, n'est donc pas utilisée par les bovins, mais par les décomposeurs et les autres herbivores. On voit aussi que le rendement énergétique est faible : il est un peu supérieur à 1 % pour l'efficacité photosynthétique et, si l'on fait le rapport de la productivité secondaire des bovins à l'énergie totale reçue par la prairie, on s'aperçoit qu'il est de 30/400 000, soit à peu près 8×10^{-5} (= 0,008 %). La comparaison de ces deux résultats montre bien l'énorme avantage qu'il y aurait à axer la consommation humaine sur des produits végétaux plutôt qu'animaux.

Les cycles biogéochimiques

Pour chacun des éléments constitutifs de la matière vivante, il est possible d'établir un *cycle biogéochimique* qui rend compte des relations avec le substrat chimique et montre les liaisons avec les processus géologiques de formation ou de décomposition des roches sous l'action des êtres vivants. Le substrat géologique constitue d'ailleurs un « réservoir » des différents éléments.

Les éléments les plus importants à envisager sont : le *carbone,* constituant majeur de la matière organique; l'*azote,* qui participe à la constitution de molécules protidiques; d'autres éléments minéraux assez importants quantitativement : *phosphore, soufre, calcium,* etc., ou agissant à l'état de traces (oligo-éléments : *zinc, molybdène,* etc.).

L'*eau* (H_2O) est un composé chimique, dont les éléments H et O participent à la composition des molécules organiques. C'est en outre un « véhicule » pour de nombreuses substances, tant à l'extérieur qu'à l'intérieur des organismes. L'*oxygène* (O_2) a un cycle étroitement lié à celui du carbone par le biais des processus respiratoires et photosynthétiques.

On peut aussi distinguer parmi les cycles : ceux où les éléments interviennent sous forme de composés gazeux, comme le gaz carbonique, l'oxygène et l'azote; ceux concernant les autres éléments minéraux non ou peu liés des composés gazeux; celui de l'eau, composé intervenant sous formes liquide et de vapeur.

Des données quantitatives concernant les cycles peuvent être obtenues, directement ou par calcul. Cependant, il s'agit très souvent d'estimations à l'échelle de la biosphère, obtenues en regroupant des données écologiques (provenant de l'étude de divers écosystèmes), des données économiques (statistiques agricoles de productions animales ou végétales, d'utilisations d'engrais, etc.). Ces évaluations peuvent donc être très différentes selon les auteurs : elles permettent toutefois de juger du rôle de l'homme dans la biosphère.

Le cycle du carbone

Ce sont le gaz carbonique de l'atmosphère et celui dissous dans les eaux qui constituent la source de carbone servant à l'élaboration initiale de la matière organique. Bien qu'à une concentration très faible dans l'air (320 ppm, ou parties par million, soit environ 3/10 000), le gaz carbonique est capté par les végétaux verts, qui, grâce à leurs pigments chlorophylliens, utilisent l'énergie lumineuse par le processus de la photosynthèse. Dans le cas simple de la formation d'un glucide, le glucose, la réaction globale est :

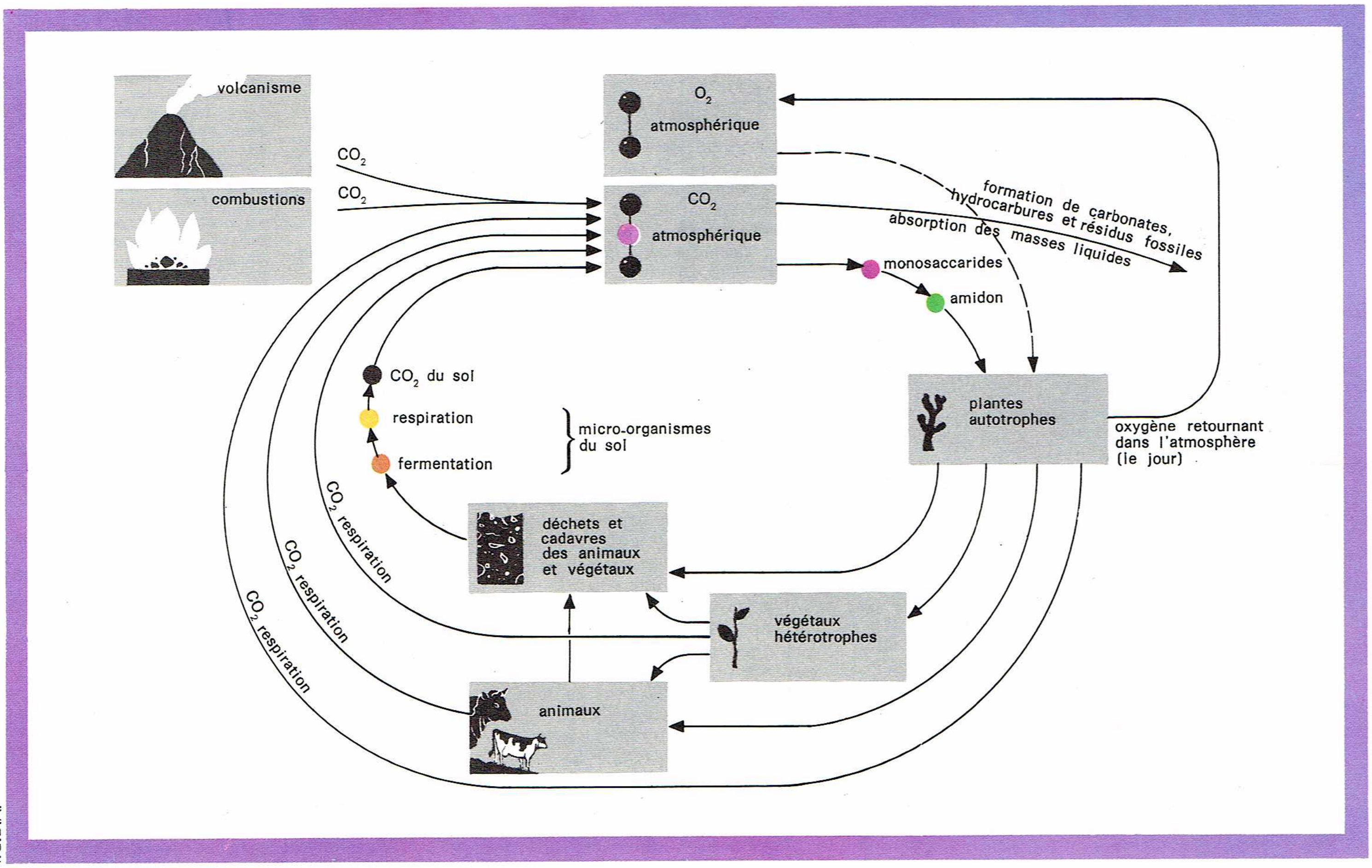
$$6\ CO_2 + 6\ H_2O + \text{énergie solaire} \rightarrow \underset{\text{glucose}}{C_6H_{12}O_6} + 6\ O_2$$

La synthèse des composés organiques autres que les glucides se fait ensuite, à partir de ceux-ci, par des réactions complémentaires à l'intérieur de la cellule. Les glucides, les lipides et les protides ainsi formés constituent la matière vivante, source de nourriture et donc de carbone pour les herbivores, puis, à l'échelon supérieur, pour les carnivores.

Le gaz carbonique retourne à l'atmosphère par l'intermédiaire de la respiration de tous les êtres vivants, y compris les plantes vertes. La respiration apparaît schématiquement comme le processus inverse de la photosynthèse : elle consomme de l'oxygène et libère le gaz carbonique lors de l'utilisation ou de la décomposition des corps organiques formés initialement; en effet, la libération du gaz carbonique a aussi lieu à partir des déchets et des cadavres par les micro-organismes du sol, qui sont des saprophytes. Leur activité se traduit au niveau du sol, par exemple, par un dégagement de gaz carbonique : c'est pourquoi on parle parfois d'une « respiration du sol ».

Dans les eaux, les phénomènes sont comparables. Le taux du gaz carbonique dissous dans l'eau dépend de deux équilibres principaux, l'un avec le gaz carbonique de l'air, l'autre avec les carbonates dissous ou formant les roches calcaires. Dans le premier cas, si le taux du gaz carbonique s'élève dans l'eau il y a diffusion vers l'atmosphère et réciproquement. Dans le second cas, le gaz carbonique dissous se comporte comme un acide faible (CO_3H_2) capable d'attaquer les roches calcaires en transformant le carbonate de calcium (CO_3Ca) en carbonate acide soluble transporté par les eaux de ruissellement; le calcaire peut ensuite être précipité à nouveau, surtout en milieu marin, soit sous la forme de calcite et d'aragonite provenant des coquilles, soit sous la forme de sédiments calcaires par une précipitation chimique directe. Le carbone peut donc rester fixé sous une forme minérale dans les roches calcaires d'origine biogène ou d'origine chimique.

Mais il est aussi stocké pendant des durées plus ou moins longues sous des formes d'origine organique. Ainsi, lors du déroulement du cycle biologique du carbone, celui-ci reste lié à la biomasse des êtres vivants pendant le temps de leur vie. La durée de cette immobilisation peut atteindre plusieurs dizaines d'années dans le bois des arbres, dans l'humus du sol, dans la matière organique des vases. Le carbone demeure fixé tant que la décomposition par les micro-organismes n'a pas eu lieu;



I.G.D.A.

▲ ***Liaisons entre les cycles de l'oxygène et du carbone dans la nature.***

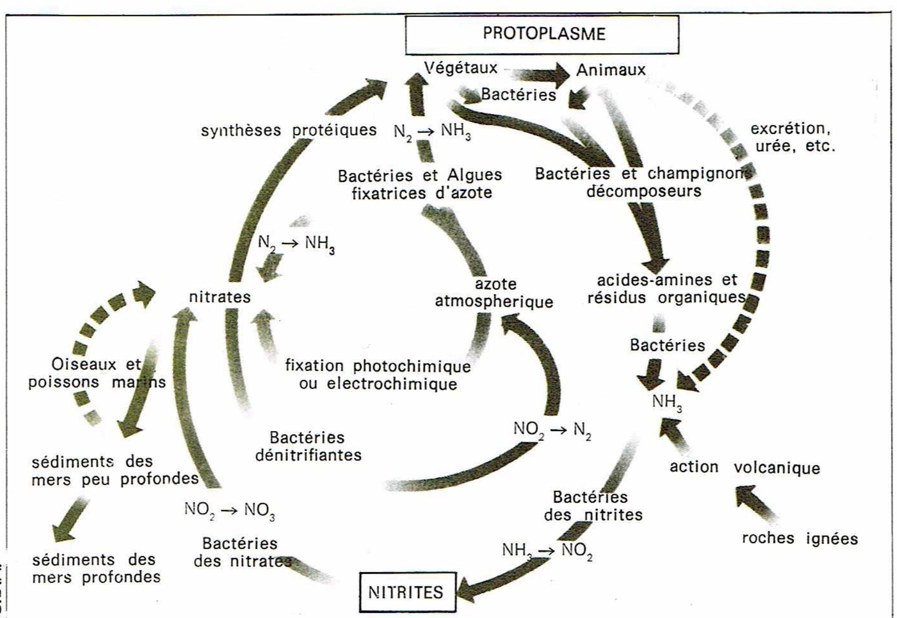
par exemple, dans les tourbières acides à sphaignes, l'épaisseur de tourbe parfois considérable (10 à 20 m) témoigne d'une accumulation sur plusieurs siècles et parfois même sur plusieurs millénaires. La durée de stockage peut être beaucoup plus longue grâce à la fossilisation des composés organiques déposés en grandes quantités : c'est le cas pour les lignites et surtout pour le charbon et le pétrole.

Si l'on fait le bilan des sources possibles de carbone, on constate que le CO_2 sous forme gazeuse de l'atmosphère représente environ 700 milliards de tonnes de carbone. L'océan contient sous forme de CO_2 dissous près de cinquante fois plus de carbone que l'air, ce qui représente un réservoir considérable. Ce sont les seules sources immédiatement utilisables par les végétaux verts pour les synthèses organiques. On a évalué respectivement à environ 460 et 3 700 milliards de tonnes le poids de carbone correspondant d'une part aux êtes vivants, d'autre part à la matière organique morte. Le charbon et le pétrole représenteraient 10 000 milliards de tonnes, et les autres roches sédimentaires calcaires 20 000 000 milliards de tonnes de carbone.

Par rapport à ces quantités, le flux annuel de carbone qui entre dans le cycle pour la photosynthèse ou en sort par le jeu de la respiration et de la décomposition de la matière organique, soit 135 milliards de tonnes de carbone, paraît faible. Cela représente pourtant presque 1/5 du carbone de l'air, ainsi sujet à renouvellement par l'intermédiaire du cycle du carbone.

Une autre donnée mérite attention : 5 milliards de tonnes de carbone sont libérées chaque année dans l'atmosphère du fait de la combustion des réserves fossiles (fuel, charbon) par l'activité humaine ; cette quantité correspond à 3,7 % de l'activité respiratoire de la biosphère et à une augmentation théorique de 0,7 % par an du taux de CO_2 de l'atmosphère. En réalité, on s'aperçoit que l'augmentation observée (0,7 ppm sur 320 ppm au total) n'est que de 0,25 %, comme on a pu le mesurer à Hawaï ; donc, près des 2/3 de ce surplus de CO_2 sont en fait absorbés par la végétation ou au niveau des océans. En effet, le taux du CO_2 actuel dans l'atmosphère est un facteur limitant pour la croissance des plantes ; expérimentalement, on a montré que les plantes peuvent utiliser des taux de CO_2 beaucoup plus élevés, et on peut supposer que les plantes utilisent une partie de ce surcroît de gaz carbonique ; c'est sûrement la solution saline formée par l'eau de mer qui joue le rôle d'absorption le plus important. Cependant, ce phénomène régulateur ne se produit pas à une vitesse suffisante pour maintenir le taux de gaz carbonique constant, et certains auteurs pensent qu'à plus ou moins long terme l'accroissement, même léger, de taux de gaz carbonique dans l'air pourrait entraîner d'importantes modifications climatiques.

▼ **Cycle de l'azote** ***dans la nature.***



I.G.D.A.

Le cycle de l'oxygène

L'oxygène est un des principaux constituants de la matière vivante : il est présent dans toutes les molécules organiques et dans l'eau des tissus et des milieux intérieurs. Dans un organisme, cet élément est souvent trois fois plus abondant que le carbone. Dans l'atmosphère, il a un taux de 21 %, qui est incomparablement plus élevé que celui du CO_2 (0,03 %). L'oxygène est aussi lié aux molécules des roches carbonatées, des oxydes de nombreux minéraux, et surtout présent dans l'eau. Sur le plan biologique, son cycle est très imbriqué avec celui du carbone : en effet, la photosynthèse produit de l'oxygène, et la respiration en consomme. « Le cycle de l'oxygène apparaît donc en grande partie comme l'image inversée de celui du gaz carbonique, les mouvements de l'un s'effectuant dans le sens opposé de ceux de l'autre. » (Ramade, 1974.)

Comme pour le CO_2, un équilibre s'établit entre l'oxygène de l'air et celui dissous dans les eaux. Dans l'atmosphère, sous l'action du rayonnement ultraviolet, diverses réactions photochimiques se produisent, la plus importante étant celle qui conduit à la formation d'ozone O_3. En effet, l'ozone forme un écran arrêtant les radiations ultraviolettes les plus nocives qui empêcheraient la vie des formes les plus évoluées dans la biosphère.

On a établi que l'ensemble de l'oxygène atmosphérique est dû à l'activité des êtres vivants depuis l'apparition de ceux-ci. C'est à partir du processus photosynthétique que l'oxygène formé a été, au cours des temps géologiques, en partie libéré dans l'atmosphère, en partie fixé dans certains sédiments (carbonates, sulfates, oxyde de fer...). En effet, si l'on calcule le rapport de l'oxygène ainsi produit au carbone sédimentaire d'origine organique qui existe sous forme de diverses roches (charbon, pétrole, graphite, tourbe, etc.), on obtient un rapport de 3 environ, proche de 32/12, rapport des deux éléments C et O dans le CO_2 ; il est donc vraisemblable que la source principale de l'oxygène de l'air a été due au phénomène photosynthétique, au cours duquel il y a échange de carbone et d'oxygène selon cette même proportion. Actuellement, l'équilibre entre la photosynthèse et la respiration entraîne que le taux d'oxygène dans l'atmosphère est constant.

Le recyclage de tout l'oxygène de l'atmosphère se fait en 2 000 ans environ (Penman, 1970) ; cette vitesse est considérée comme assez élevée, bien qu'elle soit inférieure à celle du recyclage du gaz carbonique (300 ans).

Le cycle de l'azote

L'azote entre dans la composition des protides, qui sont des substances organiques fondamentales pour la constitution de la matière vivante et pour divers phénomènes physiologiques, notamment ceux de la multiplication et de la reproduction au niveau cellulaire (rôle des acides nucléiques).

La principale source d'azote pour les êtres vivants est l'atmosphère, qui en est formée pour près des 4/5, ce qui représente près de 3 800 millions de tonnes d'azote. Cet azote gazeux N_2 peut parvenir aux plantes par deux voies : l'une de fixation biologique directe par certains organismes comme les Bactéries symbiotiques des racines de Légumineuses du genre *Rhizobium*, l'autre de fixation photochimique ou électrochimique (éclair). Dans ce dernier cas, il y a combinaison de l'azote avec l'oxygène de l'air et formation d'oxydes d'azote : NO, puis NO_2 qui avec l'eau donne NO_3H_2, apportant ainsi au sol l'ion nitrate (NO_3^{--}). La fixation serait d'environ 35 mg/m²/an. La fixation biologique est plus élevée : elle varie de 140 à 700 mg/an, mais peut atteindre 20 000 mg/an pour certaines terres très fertiles. Si les *Rhizobium* symbiotiques sont les fixateurs les plus importants, des organismes libres (Bactéries, Cyanophytes) interviennent aussi. Certaines Bactéries sont aérobies, tels les *Azotobacter*, qui vivent dans le sol ou dans des eaux bien aérées ; d'autres sont anaérobies, comme les *Clostridium*. Dans les eaux, la fixation a souvent lieu grâce aux *Anaboena*, Cyanophytes aquatiques.

Dans le cas où il y a symbiose, de l'azote est ainsi théoriquement disponible directement dans la plante. Cependant, le plus souvent, la fourniture d'azote aux végétaux se fait sous la forme nitrate (NO_3^{--}). Ces nitrates peuvent provenir directement de la fixation chimique dans l'atmosphère, mais en général ils sont issus des substances azotées complexes existant déjà dans les êtres vivants, à la suite de la minéralisation de ces substances organiques par l'action des micro-organismes décomposeurs ou bioréducteurs. A partir des débris végétaux, des cadavres et des excréments animaux, l'azote, fréquemment présent sous forme d'un radical —NH_2, est transformé sous l'action des Bactéries, des Champignons (surtout des Actinomycètes) en ion de type NH_4^+ *(ammonification)*. D'autres micro-organismes, comme les Bactéries du genre *Nitrosomas*,



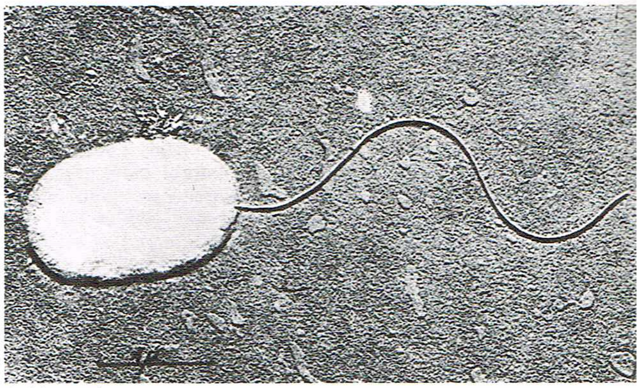
T. Poggio

◀ *La fixation biologique directe de l'azote* **atmosphérique** *est effectuée par certains organismes, telles ces Bactéries symbiotiques des racines de Légumineuses :* **Rhizobium leguminosarum** *(× 33 000 environ).*



C. Nardin - Jacana

▼ *Lors du cycle biologique du carbone, celui-ci reste lié à la biomasse des êtres vivants tant que la décomposition par les micro-organismes n'a pas eu lieu ; cette durée d'immobilisation peut être très importante et l'épaisseur parfois considérable, notamment dans les tourbières. Ici, front de taille effectué dans une tourbière à* **Pinus uncinata**, *dans le Doubs ; on observe au premier plan des* **Calluna**, *des* **Vaccinium** *et quelques* **Salix**.



G. Marcuzzi

▶ *Le bouclage du cycle de l'azote s'effectue par la libération de N_2 dans l'atmosphère par des Bactéries telles que les* **Pseudomonas** *qui réalisent une* **dénitrification.**

produisent une oxydation jusqu'au stade NO_2^{--} (nitrite); celles du genre *Nitrobacter* poursuivent cette oxydation jusqu'au stade NO_3^{--}. L'ensemble de cette transformation est nommé *nitrification;* c'est elle qui rend l'azote assimilable par les plantes vertes. L'azote parcourt ensuite la succession obligatoire de la chaîne alimentaire formée par les herbivores et les carnivores, puisque ceux-ci sont hétérotrophes pour l'azote comme ils le sont pour le carbone.

Le bouclage du cycle s'effectue par une libération d'azote gazeux N_2 dans l'atmosphère par des Bactéries, telles que les *Pseudomonas,* qui réalisent une *dénitrification,* c'est-à-dire la transformation : $NO_3^{--} \rightarrow N_2$.

En plus de cette circulation biologique, l'atmosphère s'enrichit en azote juvénile à partir des volcans, et une mise hors circuit a lieu par sédimentation de sels azotés dans les profondeurs marines.

L'action humaine dans le cycle de l'azote s'exerce surtout au niveau de l'utilisation des engrais. Des dépôts sédimentaires azotés nitrés peuvent être utilisés, mais ils existent rarement sous forme concentrée et sont peu abondants; aussi a-t-on recours à une fabrication industrielle. Très schématiquement, on peut indiquer que les engrais sont obtenus surtout sous forme d'urée $CO(NH_2)_2$ ou de nitrate d'ammonium $NO_3(NH_4)_2$; ces composés sont synthétisés à partir d'hydrocarbures fournissant des atomes de C et d'H, les atomes d'O et d'N provenant de l'atmosphère. D'après les données de Delwiche (1970), cette fixation d'origine industrielle de l'azote de l'air serait de 30 millions de tonnes par an, soit environ 1/3 de tout l'azote fixé. Cette production engendre un déséquilibre dans le bilan entre la fixation et la dénitrification; localement, l'excès d'utilisation et la mauvaise répartition des engrais interviennent dans la pollution du sol et dans les phénomènes d'eutrophisation observés dans divers cours d'eau et lacs.

▼ *Tableau récapitulatif des quantités d'azote fixé et d'azote dénitrifié pour l'ensemble de la biosphère en millions de tonnes par an (d'après Delwiche).*

AZOTE FIXE		AZOTE DÉNITRIFIÉ	
Fixation par les micro-organismes terrestres	14	Dénitrification terrestre	43
Lessivage de sédiments nitrés	30		
Fixation marine	10		
Fixation industrielle	30		
Apport juvénile et fixation atmosphérique	8	Dénitrification marine	40
Fixation totale	92	Dénitrification totale	83

Le cycle de l'eau

Les éléments de l'eau, H et O, participent très largement à la formation des molécules organiques. L'eau est, en outre, le « véhicule » de diverses substances nutritives et minérales (sang et milieux intérieurs des animaux, sève des plantes, etc.). L'organisme des êtres vivants contient généralement environ 70 % d'eau (jusqu'à plus de 95 % chez certains végétaux).

Les réserves d'eau sont essentiellement celles fournies par les océans : ceux-ci contiennent 97 % du total, recouvrant 363 millions de km² de terre; cela représente 1 400 à 1 500 millions de km³. Si cette masse était répartie sur la surface du globe en une couche d'épaisseur régulière, celle-ci aurait 2 700 m. En faisant la même supposition pour les autres réservoirs d'eau, on obtiendrait des couches de 100 m pour l'eau provenant des calottes glaciaires, 15 m pour les eaux souterraines y compris les nappes phréatiques, 0,4 m pour les eaux douces continentales de surface et seulement 0,03 m pour l'eau contenue dans l'atmosphère. C'est pourtant à partir de cette dernière quantité, qui représente moins de 1/100 000 du total, que s'effectue le cycle de l'eau.

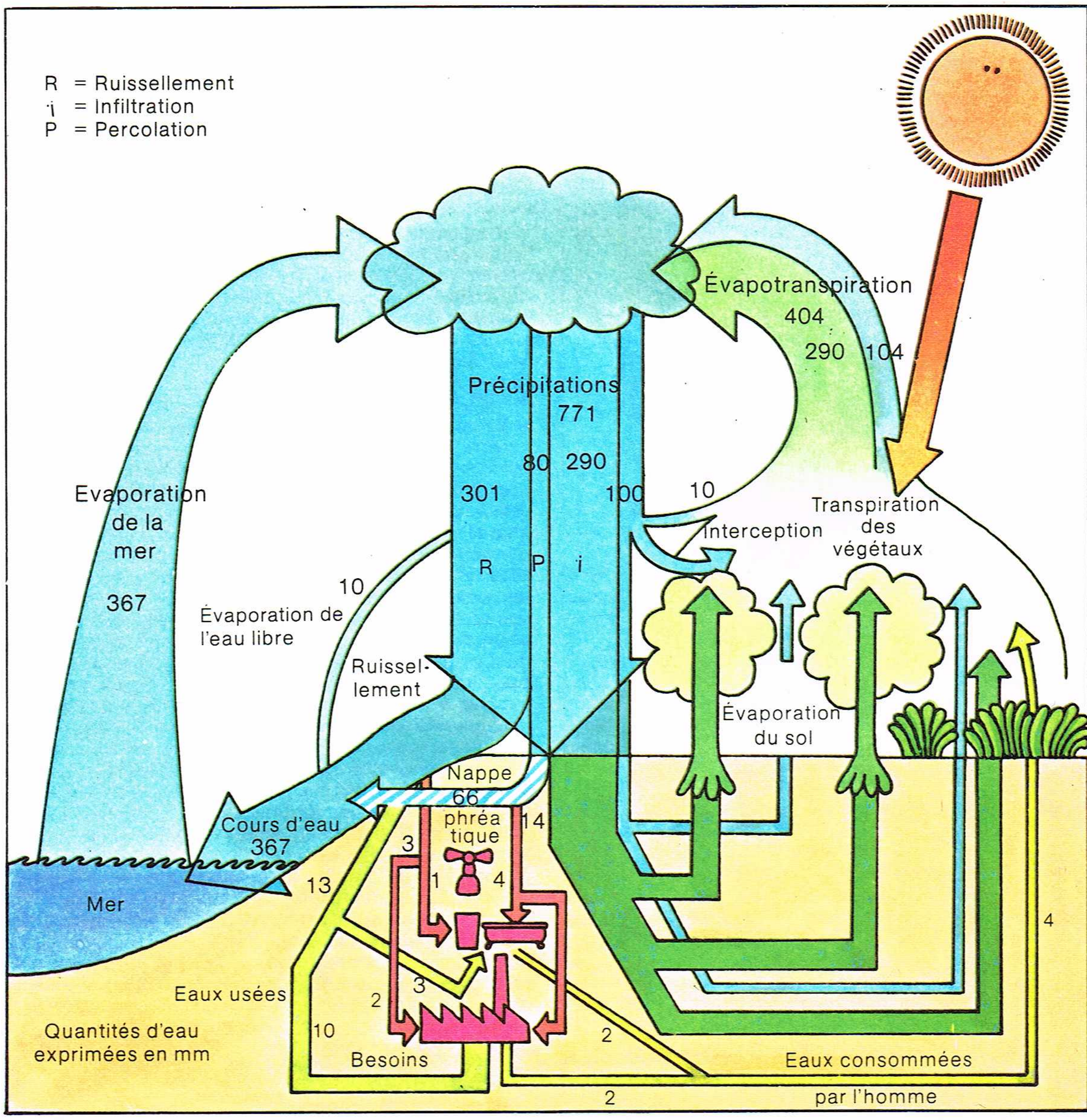
— Le cycle de l'eau est en majeure partie lié aux *mécanismes climatiques :* évaporation de l'eau des lacs et des mers, phénomènes de condensation de la vapeur d'eau puis précipitations; les deux tiers des précipitations retournent aussitôt aux océans puisque ceux-ci occupent une surface équivalente de la surface du globe. Sur les continents, après passage à travers les sols et les nappes phréatiques, ou après ruissellement, les précipitations retournent aux surfaces d'eau libre.

Le rôle du couvert végétal modifie ce schéma : aussitôt après les précipitations, une partie de celles-ci, demeurant à la surface des végétaux, est évaporée : il s'agit généralement d'une part assez faible, mais qui peut atteindre jusqu'à 25 %, surtout dans le cas d'une petite pluie; ainsi, une précipitation faible et courte peut parfois être soustraite presque entièrement à l'infiltration ou au ruissellement. La circulation de l'eau est ralentie parce qu'une partie est absorbée comme dans une éponge par certains végétaux : Mousses, Lichens, ou au niveau des sols, particulièrement dans les horizons de surface s'ils sont riches en débris végétaux et en matière organique. Au niveau du couvert végétal, l'eau subit normalement l'évaporation physique, qui tend à son retour vers l'atmosphère; mais, en outre, l'eau puisée dans le sol par les racines des plantes est rejetée dans l'atmosphère par la transpiration de celles-ci. L'ensemble des deux processus s'appelle l'*évapotranspiration.* Elle est mesurée par la quantité totale d'eau évaporée physiquement ou transpirée biologiquement pour une surface donnée de couvert végétal. La transpiration et le rejet de vapeur d'eau par la respiration des animaux pourraient aussi être pris en compte, mais ils sont de très faible valeur par rapport à l'évapotranspiration.

L'évapotranspiration est d'autant plus grande que l'alimentation en eau du sol est meilleure : par exemple en Suède, pour 1 ha de forêts d'épicéas, 2 100 m³ d'eau sont transpirés en un an sur sol plutôt sec, et 4 000 m³ sur sol humide. En moyenne, sous nos latitudes, ce sont toujours des quantités de l'ordre de 2 000 à 4 000 m³/ha qui sont évapotranspirées, ce qui correspond à peu près à la pluviosité. La quantité évapotranspirée en un lieu donné n'est pas forcément égale à la pluviosité : il peut y avoir des apports ou des pertes par l'intermédiaire de la nappe phréatique ou du réseau superficiel. La quantité d'eau transpirée par les végétaux est toujours importante en soi : ainsi, un tilleul consomme 200 l d'eau par jour, 1 ha de forêt jusqu'à 50 000 l.

Dans les plantes, la transpiration et la circulation d'eau qui lui est liée sont nécessaires aux mécanismes physiologiques généraux, notamment ceux qui permettent la synthèse de la matière organique. Si l'on calcule le rapport de la masse d'eau transpirée pendant un an à la matière sèche produite, on obtient un coefficient transpiratoire toujours élevé, et variable selon les exigences des différentes espèces. Il est, par exemple, de 250 à 550 pour le blé, et peut atteindre 1 000. On estime que seulement environ 1/100 de l'eau qui traverse une plante y reste et que, pour les 3/4, il s'agit d'eau libre (milieu intérieur) dont les atomes ne sont pas liés par combinaison chimique à l'intérieur de molécules organiques. Finalement, à peine 0,15 % de l'eau utilisée se combine chimiquement dans la plante. Il ne faut cependant perdre de vue ni le rôle essentiel de l'eau dans le maintien de tous les processus biologiques, ni son importance en tant que milieu de vie particulier, comme dans les eaux douces et les océans. Réciproquement, la végétation, surtout, régit par son activité le cycle de l'eau et peut avoir localement un rôle régulateur non négligeable sur le plan climatique, la réduction de l'érosion, etc.

Des variations sont observables dans le cycle de l'eau selon les régions : par exemple, les bilans sont différents selon qu'il s'agit d'une zone tropicale ou d'un pays



◀ ***Représentation schématique*** **du cycle de l'eau** ***(d'après Clodius et Keller; Duvigneaud,*** **la Synthèse écologique,** ***Doin).***

tempéré d'Europe occidentale. Dans ce dernier cas, on note la part relative (2 %), assez faible cependant, liée à l'intervention humaine dans le cycle de l'eau. Il serait toutefois erroné de croire que l'homme dispose de ressources illimitées en eau : de fait, l'inégalité de la répartition et une gestion peu soigneuse entraînant des pollutions créent localement de graves problèmes d'approvisionnement, notamment en eau douce.

Cycles des éléments minéraux biogènes

Bien que peu importants pondéralement, divers éléments minéraux participent à la constitution de la matière vivante, comme le soufre au niveau des protéines ou le phosphore pour la constitution des squelettes. En outre, ils ont souvent un rôle fondamental dans des systèmes d'utilisation de l'énergie, des systèmes enzymatiques et, par là même, dans divers processus d'absorption, de croissance et de régulation.

Cycle du phosphore

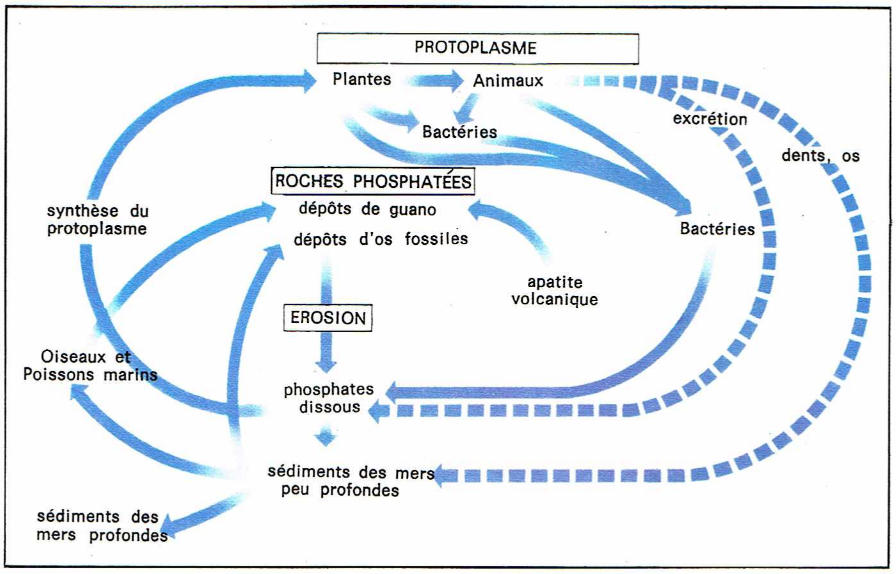
Le phosphore (P) est un composant du cytoplasme qui intervient pour la mise en œuvre de l'énergie à l'intérieur de la cellule. En effet, la réaction

$$ATP \rightarrow ADP + E$$

(ATP = adénosine-triphosphate; ADP = adénosine-diphosphate; E = énergie)
fournit l'énergie nécessaire aux synthèses et à la respiration. De plus, le phosphore est fixé en quantité assez grande au niveau des os.

La source de phosphore initiale est située dans les roches, mais généralement de façon assez diffuse. Puisé dans l'eau du sol par les racines des plantes, incorporé à la matière vivante de celles-ci, le phosphore circule dans les chaînes trophiques terrestres. De même, présent dans les eaux douces ou marines, il est incorporé au phytoplancton puis au zooplancton et se retrouve en bout de chaînes chez les Poissons et les Oiseaux carnivores. La plus grande partie est fixée au niveau du squelette; c'est à partir des cadavres animaux et végétaux et des déjections que le phosphore organique retourne dans le sol ou dans les vases, où il est minéralisé sous forme de phosphates à nouveau assimilables. Ses sels étant extrêmement solubles, une très grande partie est entraînée par les eaux courantes jusqu'à la mer; s'il y a dépôt en eau peu profonde, ce phosphore peut encore participer au cycle des écosystèmes marins; s'il y a sédimentation en profondeur, le phosphore participe au cycle géochimique à l'échelle des temps géologiques.

Certains dépôts actuels permettent, dans quelques cas très localisés, un retour du phosphore des écosystèmes marins vers la terre. En effet, les Oiseaux de mer pêcheurs, très nombreux, forment des colonies sur certains points côtiers; dans ces endroits, les squelettes des Poissons pêchés et surtout les fientes des Oiseaux forment un sédiment très riche en phosphore : le *guano;* celui-ci est exploité comme engrais, notamment sur la côte péruvienne, où les dépôts ont été très importants. Les pêcheries exercent une action comparable mais faible : l'apport serait de moins de 100 000 tonnes par an.



I.G.D.A.

▲ **Cycle du phosphore** *dans la nature.*

C'est là une quantité très faible par rapport aux 2 000 000 tonnes de phosphates utilisées annuellement comme engrais à partir des roches phosphatées fossiles anciennes (Maroc) ou des dépôts plus récents (guano).

Comme dans le cas de l'azote, une mauvaise répartition de ces engrais peut contribuer localement à la pollution des eaux, alors que globalement le phosphore est un élément peu abondant, diffus, extrêmement sensible à l'entraînement par les eaux, et qui risque d'être limitant pour les productions végétales. Certains auteurs ont fait remarquer que le phosphore était le maillon le plus faible dans la chaîne de vie qui permet l'existence des hommes.

Cycle du soufre

Le soufre est présent chez les êtres vivants dans des acides aminés (cystine, méthionine) et dans certains peptides (cystéine). Les composés soufrés sont abondants chez quelques végétaux (moutarde) et chez les animaux, dans les cheveux, les cornes...

Le soufre est présent à l'état natif dans les zones volcaniques, dans les gaz naturels, notamment sous forme d'hydrogène sulfuré (SH_2), dans les pétroles et les charbons dont il se dégage lors de la combustion sous forme de gaz sulfureux (SO_2), dans les minerais tels que la pyrite (S_2Fe).

Dans la partie biologique de son cycle, à partir des composés organiques azotés, certains micro-organismes ont une action réductrice et permettent la libération de SH_2 (ce sont surtout des Bactéries anaérobies, comme *Escherichia, Proteus*) ou la formation de S (comme *Beggiatoa*). D'autres, des Bactéries ou des Champignons comme *Aspergillus* et *Neurospora,* oxydent les composés soufrés en sulfates (SO_4^{--}) utilisables par les producteurs primaires. Du sulfate peut aussi retourner au sol, en se formant à partir du SO_2 des atmosphères polluées. Le S de ces sulfates, absorbé par les plantes, est donc finalement incorporé à la matière organique et le cycle se poursuit.

Cycle des autres éléments minéraux

Parmi les autres minéraux constitutifs de la matière vivante et qui participent donc aux cycles biologiques, on distingue : d'une part, les *macro-éléments,* encore appelés *cations biogènes* (K, Ca, Mg, Na), dont la présence dans la substance vivante peut être exprimée en quelques unités de % ; d'autre part, les *micro-éléments,* ou *oligo-éléments* (les métaux Fe, Bo, Zn, Cu, Mn, Mo, et un anion Cl^-), présents à l'état de traces de l'ordre de quelques parties par million (ppm).

Ces éléments issus des roches mères, où ils sont présents en petites quantités, se retrouvent dans la solution du sol ou dans les eaux : l'eau de pluie peut en contenir, par l'intermédiaire des poussières, surtout après le lessivage des feuillages des strates hautes en forêt par exemple. L'incorporation à la matière organique a lieu après l'absorption par les racines des producteurs primaires terrestres ou par le plancton végétal. Le retour à l'état minéral se fait sous l'action des organismes bioréducteurs, à partir de la litière et de l'humus des sols ainsi que de la matière organique des vases. Les combustions, comme celle du bois, laissent aussi des cendres qui contiennent ces éléments.

Selon les écosystèmes, la vitesse de recyclage qui commande la mise à disposition des producteurs primaires est plus ou moins grande. Un ralentissement de la circulation se produit soit au niveau des végétaux, comme dans le cas du stockage dans le tronc des arbres, soit, principalement, au niveau de la litière ou de l'humus

▼ **Le lessivage** *des sols entraîne une infertilité qui, sous un climat tropical, s'appelle la* **latéritisation** *: un exemple nous est donné ici par la rivière Betsiboka,* **charriant,** *après érosion du sol, des eaux rouges chargées en latérite.*



A. Grjebine

des sols lorsque l'activité des micro-organismes est faible à leur niveau. Un danger beaucoup plus grave est celui de la perte de ces éléments par lessivage. Ce lessivage conduit à la *podzolisation* des sols sous climat tempéré, à leur *latéritisation* sous climat tropical : de tels sols sont alors peu ou pas fertiles. L'action de l'homme est fréquemment déterminante dans le déclenchement de tels phénomènes ; à cet égard, l'exemple de la déforestation en zone tropicale est particulièrement typique. En effet, la présence de ces cations est liée à certaines propriétés du sol, comme la présence de colloïdes ; la disparition du couvert forestier entraîne la suppression de l'apport organique par la litière du feuillage et la modification des caractères microclimatiques : il y a perte des propriétés absorbantes liées aux colloïdes organiques et aux argiles et entraînement des substances minérales. Les argiles se trouvent alors transformées en une croûte infertile, la *latérite*. Une telle transformation est irréversible ; l'érosion jouant, on peut dire que tout sol disparaît peu à peu.

Nos systèmes d'exploitation agricole, qui conduisent à la consommation dans des lieux souvent fort éloignés du lieu de production, engendrent une exportation d'une grande partie de ces éléments, surtout dans le cas de cultures dites « épuisantes » (par exemple, la culture de betteraves). Dans ces conditions, on doit recourir à un réapprovisionnement artificiel par les engrais, qui n'est pas toujours bien conduit et présente parfois des inconvénients. A ce sujet Duvigneaud écrit : « La situation peut devenir particulièrement grave dans les régions tropicales, où l'équilibre est plus difficile à maintenir. Les monocultures de canne à sucre, de café, de cacao, de maïs, d'arachide, etc., se déplacent des sols épuisés vers les sols les plus riches, détruisant sur leur passage des écosystèmes forestiers productifs et laissant derrière elles des écosystèmes ruinés, à productivité très basse. »

Les grands biomes et leur fonctionnement en tant qu'écosystèmes

La répartition des communautés d'êtres vivants sur le globe est déterminée principalement par le climat. Une description à grands traits conduit à identifier de grandes régions biogéographiques, qui correspondent à des types de végétation ou formations caractérisées surtout par leur physionomie : ce sont les *biomes*. Bien que les données concernant le fonctionnement des écosystèmes soient encore réduites, il est néanmoins possible de donner quelques indications concernant les productivités primaires et secondaires, ainsi que de souligner l'impact des activités humaines sur ce type de communautés, envisagées assez largement à l'échelle de la biosphère. Il faut cependant se rendre compte que même si on les considère en tant qu'écosystèmes, il s'agit, en fait, d'ensembles complexes composés d'un grand nombre de sous-systèmes.

Ces communautés sont d'abord séparées les unes des autres par les grands types de milieux. Elles doivent donc être envisagées dans le cadre de ceux-ci, et on distingue le milieu aquatique marin, les milieux aquatiques d'eau douce et les milieux terrestres.

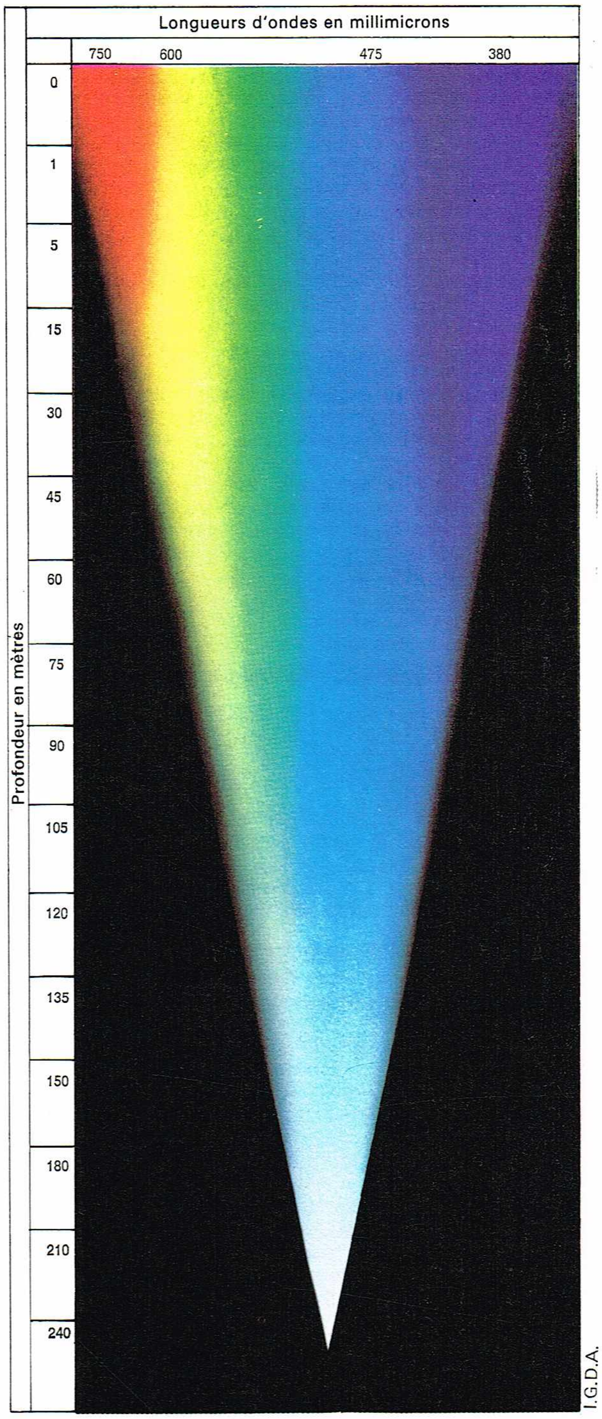
Le milieu marin

Les facteurs écologiques en milieu marin

Les étendues marines sont immenses et profondes. Océans et mers occupent près de 362 millions de km^2, soit environ 70 % de la surface du globe terrestre, pour un volume d'eau d'environ 1 milliard de km^3. Aucune partie n'est complètement dépourvue de vie, bien que les couches superficielles et les zones proches des terres soient les plus peuplées. Malgré la grande étendue relative des océans par rapport aux terres, la biomasse totale n'y est pas plus forte que pour l'ensemble des organismes terrestres.

La lumière

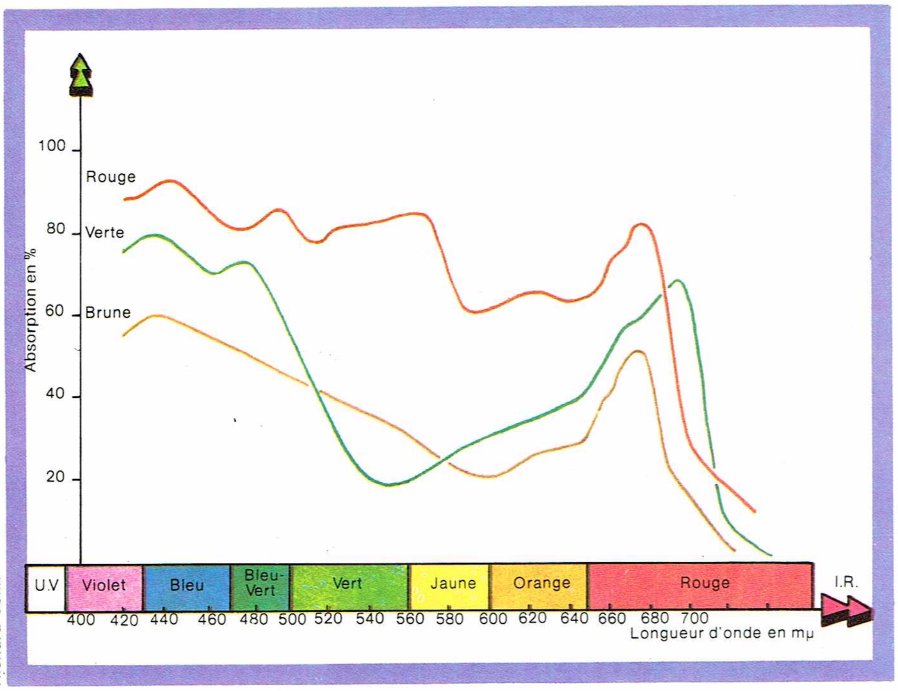
Dans la masse des eaux marines, on peut distinguer trois zones, en fonction de la lumière reçue : la *zone euphotique,* où l'assimilation chlorophyllienne est possible, et dont la profondeur varie de 20 à 180 m en fonction



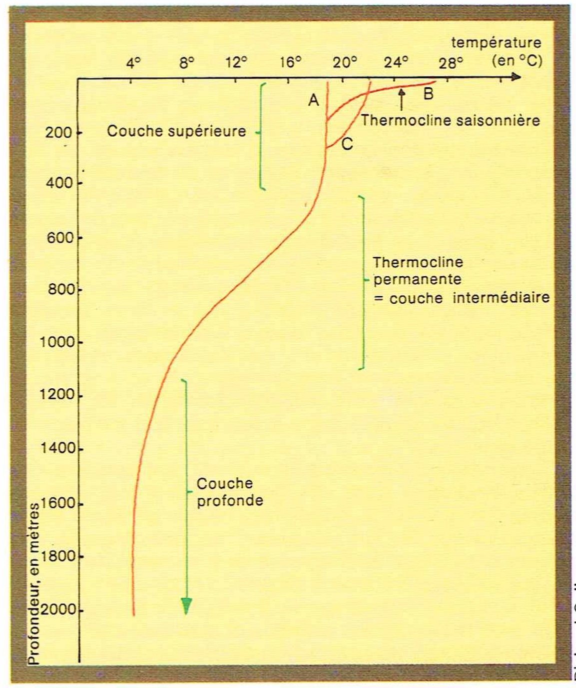
◀ **« Spectre » d'absorption** ***de la lumière solaire par les eaux marines.***

de la clarté de l'eau ; la *zone oligophotique,* où il n'y a plus assez de lumière pour les végétaux mais où un certain éclairement est encore perceptible (jusqu'à 300-500 m de profondeur) ; la *zone aphotique,* où l'obscurité est totale.

L'eau absorbe certaines longueurs d'onde plus rapidement que d'autres : les infrarouges et les ultraviolets sont absorbés dans les premiers centimètres, alors que le rouge est totalement absorbé à 15 m. L'eau, qui agit comme une sorte de filtre, laisse passer surtout les radiations vertes (560 $m\mu$) et bleues (480 $m\mu$). Or, les Algues vertes présentent un taux de photosynthèse maximal dans le secteur rouge du spectre (avec un autre « pic » dans le bleu). Comme les grandes longueurs (rouge, orange) sont absorbées en premier, ces Algues se trouvent reléguées, en principe, dans les couches d'eau superficielles. Les Algues brunes, les Algues rouges et les Cyanophytes sont pourvues de pigments « surnuméraires » ; ceux-ci sont capables de capter l'énergie lumineuse sur d'autres longueurs d'onde et de la transmettre



Richard Colin



Richard Colin

▲ A gauche, représentation graphique du spectre d'absorption de trois Algues (verte, rouge et brune) : les longueurs d'onde les plus efficaces sont celles qui sont absorbées. L'Algue brune et l'Algue rouge fonctionnent mieux dans le vert (d'après Haxo et Blinks). A droite, représentation graphique de la répartition verticale de la température dans l'Atlantique Nord : A, température en avril : plus de thermocline saisonnière ; B, température en août ; C, température en décembre : la thermocline s'estompe (d'après Clarke).

▶ Tableau récapitulatif des quantités moyennes de sels dissous dans l'eau de mer.

à la *chlorophylle a,* qui peut seule la transformer en énergie chimique. On peut donc trouver ces Algues à des profondeurs où seuls le bleu et le vert persistent.

La température

Les variations de *température* n'intéressent qu'une faible épaisseur de la masse d'eau, en raison de la faible pénétration des rayons solaires et de la forte inertie thermique de l'eau. Un brassage est cependant réalisé par l'action des courants, du vent et des mouvements de convection.

— Si l'on étudie les *eaux de surface,* on observe des variations géographiques et saisonnières de température. Dans les régions polaires, la température de l'eau peut descendre jusqu'à — 1,5 °C (le point de congélation de l'eau de mer est, en raison de la salinité, inférieur à 0 °C). Sous les tropiques, elle peut atteindre 27 °C au large et même 35 °C dans le golfe Persique. Par ailleurs, la température des eaux de surface présente d'importantes variations annuelles dans les régions où il existe un cycle saisonnier (les pays tempérés par exemple). Ces fluctuations sont d'ailleurs amorties par rapport à celles de l'air, en raison de la forte chaleur spécifique de l'eau. Par exemple, à Roscoff, dans la Manche, la température de l'eau oscille en moyenne entre 7 °C et 18 °C selon les saisons.

— En *profondeur,* les océans présentent une sorte de stratification thermique. On distingue trois couches.

● La *couche supérieure* (de la surface à environ 400 m de profondeur) est soumise au brassage (courants, mouvements de convection) ; la température y fluctue en fonction des variations saisonnières. Dans les régions tempérées, à la saison chaude et aux basses latitudes, les eaux superficielles de cette couche (jusqu'à 10 ou 100 m de profondeur selon les régions) sont chaudes et présentent une température uniforme. En dessous, la température baisse assez rapidement, puis se stabilise vers 300 mètres. A la saison froide, la température est à peu près identique dans toute cette épaisseur.

● Dans la *couche intermédiaire,* non soumise aux variations climatiques, la température baisse lentement jusqu'à ce qu'elle atteigne 3 °C-4 °C (à environ 1 500 m de profondeur).

● Enfin, dans la *couche profonde,* la température est uniforme (3 °C-4 °C dans les régions tropicales et tempérées, 0 °C dans les régions polaires). Les zones où la température décroît rapidement portent le nom de *thermoclines :* thermocline *saisonnière* pour la zone superficielle dont nous avons parlé, thermocline *permanente* pour la couche intermédiaire.

Les sels dissous

L'eau de mer est une solution de très nombreux sels minéraux. Presque tous les éléments connus y sont représentés, parfois en quantité infime. En moyenne, si l'on évapore 1 litre d'eau de mer, on trouve un poids de sels d'environ 35 grammes ; ce chiffre représente la salinité, qui est exprimée en grammes pour 1 000 cm^3 (S ‰). Certaines mers ont des taux de salinité assez éloignés de ce taux habituel de 35 ‰ ; ainsi, la teneur en sel est de 1 ‰ dans la Baltique et de 41 ‰ dans la mer Rouge. Dans tous les cas, les proportions respectives des différents éléments restent à peu près constantes.

Composition moyenne en sels de l'eau de mer (en g/l, à 20 °C, pression de 760 mm de Hg)	
Chlorures	19 g
Sulfates	2,7 g
Bicarbonates	0,14 g
Bromures	0,06 g
+ Fluorures, Iodures...	
Sodium	10,6 g
Magnésium	1,3 g
Calcium	0,4 g
Potassium	0,3 g
+ Strontium, Fer, Vanadium, Cobalt, Nickel...	

Richard Colin

Parmi les métaux précieux, l'or, l'argent et l'uranium sont en très faible quantité. Par exemple, il faut évaporer 8 millions de tonnes d'eau de mer pour trouver environ 31 grammes d'or (1 once) parmi les 280 000 tonnes de sels déposés.

La silice, qui est nécessaire aux Diatomées pour la formation de leurs frustules, est, bien que très abondante dans l'écorce terrestre, peu soluble dans l'eau où sa concentration est très faible. L'azote et le phosphore sont indispensables aux organismes vivants, notamment pour le plancton végétal, qui les introduit dans les chaînes alimentaires. Lorsque les déchets et les cadavres des organismes descendent vers le fond, les décomposeurs assurent la minéralisation de ces éléments qui sont donc restitués dans des régions où le plancton végétal est absent, faute de lumière. Les eaux de surface s'appauvrissent donc en éléments biogènes ; leur fertilité n'est rétablie que lorsque des courants remontent ces substances en surface.

Les gaz dissous

L'eau de mer renferme également des gaz dissous, dont les plus importants pour les organismes marins sont l'oxygène et le gaz carbonique.

— L'*oxygène* est peu soluble dans l'eau : on en trouve 7,2 ml dans un litre d'eau pure à 15 °C et à la pression atmosphérique normale, soit environ 1/30 de sa concentration dans l'air; sa solubilité diminue avec la salinité ou lorsque la température augmente : les eaux marines froides sont plus riches en oxygène que les eaux tropicales.

En fait, grâce aux brassages dus aux vagues et en raison de l'activité photosynthétique des végétaux, le taux d'oxygène dissous est toujours maximal en surface et dépasse souvent la saturation. En profondeur, la teneur diminue progressivement, puis augmente à partir de 1 500 m. Ce phénomène serait dû à de lentes descentes d'eaux provenant des basses latitudes. Dans certains cas, l'oxygène peut faire totalement défaut; par exemple, dans la mer Noire à partir de 150 m de profondeur, le brassage vertical des eaux est empêché par d'importants apports d'eaux fluviales, tandis que les échanges d'eaux profondes ne peuvent s'effectuer avec la Méditerranée en raison de la faible profondeur du Bosphore.

— Le *gaz carbonique* est, au contraire, très soluble dans l'eau; on l'y trouve donc en plus grande quantité que dans l'air, mais la plupart du temps à l'état combiné (carbonates et bicarbonates). L'eau de mer renferme de 40 à 50 ml de CO_2 par litre (dont seulement 1 % est à l'état libre), soit 150 fois plus que l'air. Les océans sont donc le réservoir le plus important de gaz carbonique pour la biosphère. Ils jouent un rôle primordial en ce qui concerne la régulation de la teneur de ce gaz dans l'atmosphère.

La pression, la viscosité et la densité

La *pression* subie par les organismes aquatiques augmente de 1 atmosphère par 10 m de profondeur. A 10 000 m, la pression est donc de 1 000 atmosphères (1 000 kg/cm^2). Elle ne semble pas poser de problèmes aux animaux, dont certains effectuent pourtant des mouvements verticaux considérables. Il semble qu'elle ne présente d'inconvénients que pour les organismes dont le corps renferme des masses gazeuses. La *densité* est plus élevée dans les eaux froides que dans les eaux chaudes; elle augmente également avec la salinité. Lorsque leur volume est important, les masses d'eau de densité différente ne se mélangent pas; leurs mouvements relatifs sont donc conditionnés par ce facteur. C'est ainsi que les eaux polaires froides passeront sous les eaux superficielles plus chaudes des régions tempérées. Les possibilités de sustentation des organismes flottants sont directement liées à la *viscosité,* qui varie dans le même sens que la densité.

Les mouvements de la mer

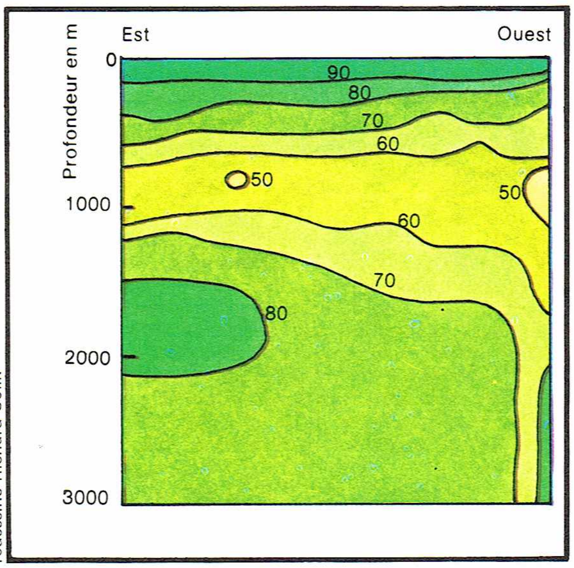
Certains de ces mouvements (la houle, les vagues et, partiellement, les courants) sont dus à des agents atmosphériques, d'autres (les marées) à des phénomènes astronomiques.

— *Les marées.* Les organismes vivants situés au bord des côtes où la marée se fait sentir subissent des alternances d'émersion et d'immersion qui ont des conséquences importantes quant à leur répartition. On sait que les marées sont un mouvement oscillatoire du niveau de la mer, dû à l'attraction conjuguée de la Lune et du Soleil. Leur amplitude, ou marnage, c'est-à-dire la hauteur séparant une haute mer de la basse mer suivante, est variable selon les régions. Faible dans la Méditerranée, elle peut atteindre dans certains cas plus de 15 m. C'est ainsi que l'amplitude des plus fortes marées peut monter jusqu'à 16,1 m à Granville (Manche) et même 19,6 dans la baie de Fundy au Canada. L'amplitude est maximale (marées de vives eaux) à chaque pleine lune ou nouvelle lune (syzygies) et minimale (marées de mortes eaux) aux premier et dernier quartiers (quadratures). La marée est encore plus forte aux équinoxes.

Sur nos côtes atlantiques, on observe deux hautes mers et deux basses mers, c'est-à-dire deux cycles de marée par 25 heures. On dit que la marée y est de type *semi-diurne.* Dans certains cas (Tonkin, golfe du Mexique), il n'y a qu'une oscillation par jour : la marée est *diurne.* On distingue, enfin, un type *mixte,* où l'on observe deux cycles par jour, mais d'amplitude différente (mer de Chine).

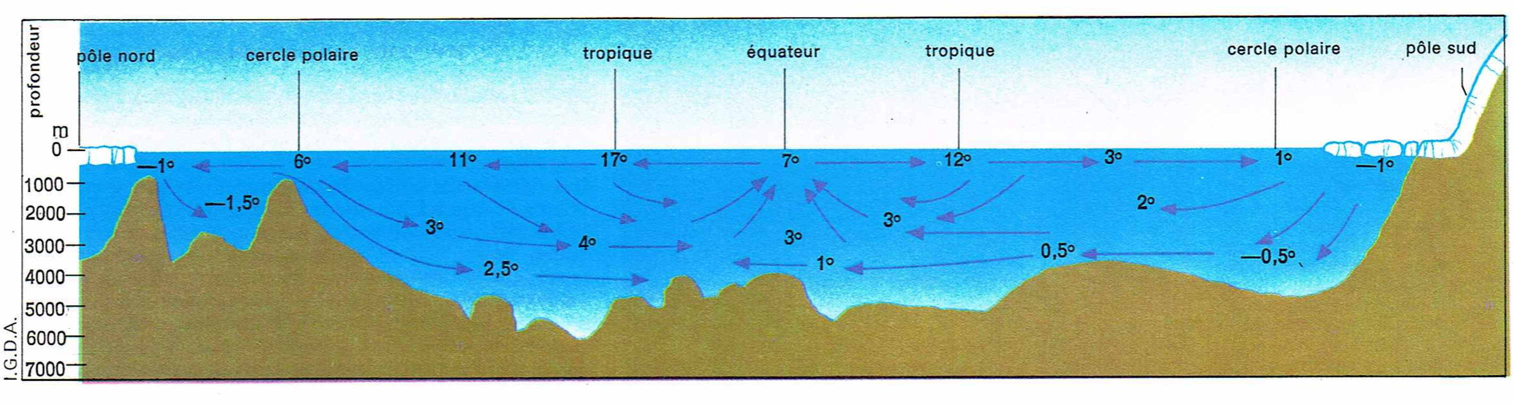
— *Les courants.* Les marées peuvent donner naissance au voisinage des côtes à des courants parfois très violents (flot et jusant). Les grands courants océaniques sont, en général, dus au vent ou aux différences de densité des eaux. Ils sont soumis aux forces de Coriolis, liées à la rotation de la Terre. Ces forces s'exercent toujours dans le même sens. Elles entraînent les courants dans le sens des aiguilles d'une montre dans l'hémisphère Nord et dans le sens contraire dans l'hémisphère Sud. Dans certaines régions, très souvent le long des côtes ouest des continents aux latitudes subtropicales, où dominent des vents venant de terre ainsi que de forts courants, les eaux de surface sont poussées vers le large. Ce phénomène, qui provoque une remontée des eaux sous-jacentes, plus froides et très riches en substances nutritives, porte le nom anglais d'*upwelling.* On l'observe sur les côtes du Pérou, de l'Afrique du Sud-Ouest, etc., régions d'upwelling qui sont les plus poissonneuses des océans.

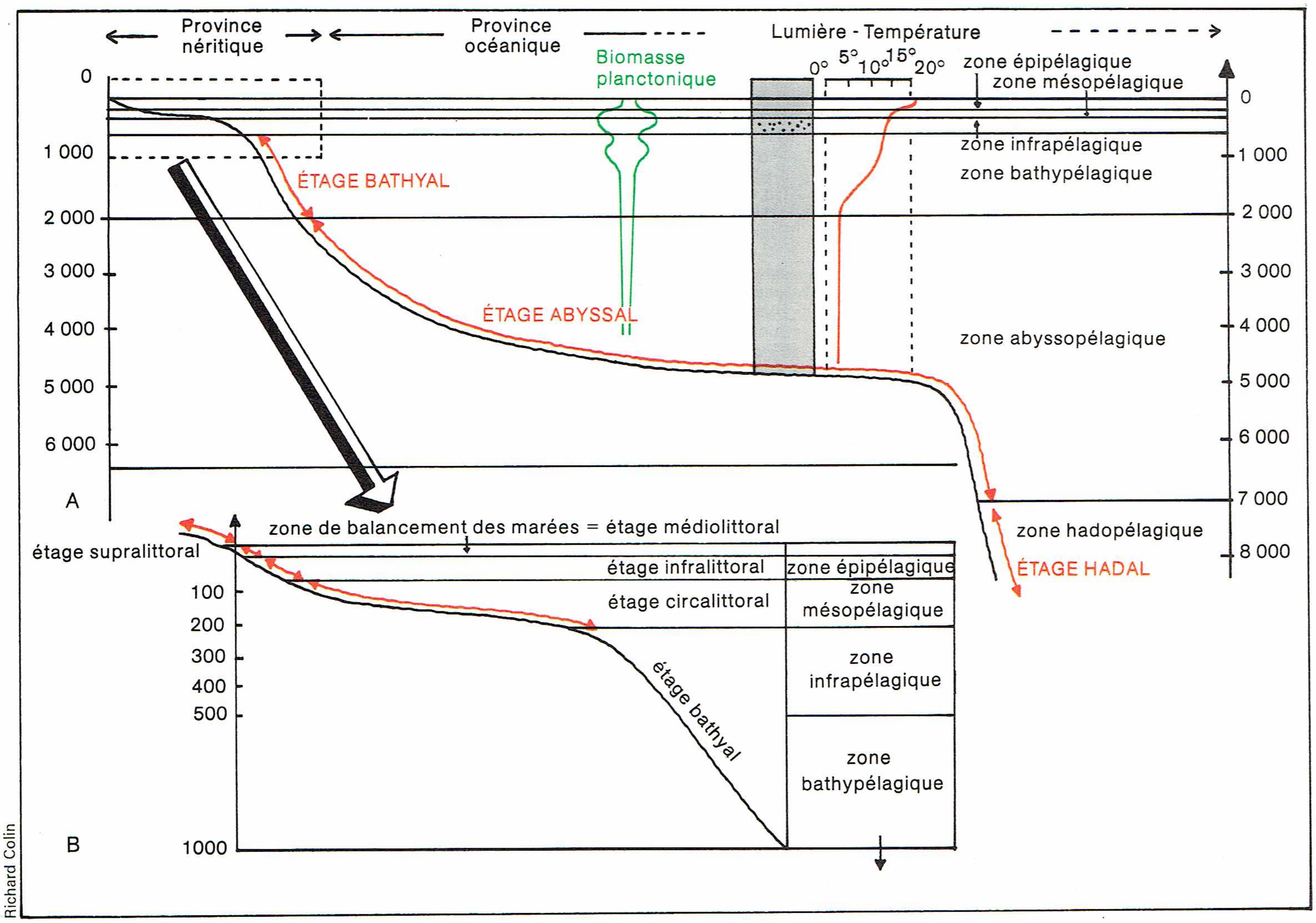
Des changements de courant peuvent avoir des effets désastreux sur les organismes marins. C'est ainsi qu'à certaines périodes, la zone côtière du Pérou reçoit des eaux plus chaudes et moins salées par suite de modifications des courants. Le plancton végétal diminue alors fortement, ce qui entraîne une forte réduction de la population piscicole (plus de la moitié des Poissons). Cet événement a lieu en général vers Noël, d'où son nom d'El Niño. Il se reproduit tous les 7 ans environ.



◄ ***Représentation schématique de la distribution verticale de l'oxygène** (pourcentage de saturation) dans l'Atlantique Nord, entre 20 et 25° N. Les zones hachurées correspondent aux zones les moins oxygénées (d'après Seiwell, Sacchi et Testard, **Écologie animale,** Doin).*

▼ ***Section de l'Atlantique :** les courants marins entre les surfaces et les profondeurs. Dans les zones subpolaires, les eaux à faible salinité, froides et lourdes, vont vers le fond et attirent celles, plus chaudes et légères, des zones équatoriales, constituant ainsi un mouvement compensé en profondeur par la migration des eaux polaires vers les zones équatoriales.*





▲ ***Représentation graphique des différents types de milieux marins en fonction de leurs caractères écologiques fondamentaux : A, les principaux ensembles biologiques marins ; B, détail de l'étage supralittoral (d'après Pérès).***

La vie dans les mers : caractères généraux et types de milieux

Le cycle de la vie dans les mers

Comme la vie terrestre, la vie marine dépend du soleil. A la surface des océans, l'énergie solaire est utilisée par les végétaux chlorophylliens, qui trouvent dans les eaux les sels nutritifs, toujours présents en petites quantités, et le gaz carbonique qui leur sont nécessaires. La lumière solaire étant progressivement absorbée par les eaux, on est amené à distinguer un *système phytal,* qui reçoit assez de lumière pour que les Algues puissent y vivre, et un *système aphytal,* dépourvu de végétaux chlorophylliens.

Les Algues attachées sur le fond, tels les *Fucus,* ne peuvent donc vivre qu'à faible profondeur : elles forment une mince frange le long des côtes. Mais ces Algues sont trop peu nombreuses pour suffire à tous les animaux marins (ceux-ci, curieusement, les consomment peu) ; la plupart d'entre eux vivent d'Algues microscopiques qui flottent au gré des courants et qui forment le plancton végétal, ou *phytoplancton.* Ces végétaux se trouvent par milliers dans les couches supérieures des eaux. Quand les apports de sels nutritifs, la température et la luminosité sont suffisants, leur population peut doubler chaque jour ! Ils sont consommés par de petits herbivores du plancton animal *(zooplancton),* qui sont ensuite dévorés par des carnivores de petite taille (autres animaux du zooplancton, Poissons, etc.). Certains Poissons (maquereau, hareng) mangent du plancton toute leur vie ; d'autres en consomment lorsqu'ils sont jeunes puis, quand ils sont adultes, s'attaquent à des proies plus volumineuses. Au-dessus des carnivores primaires, on trouve des niveaux successifs de formes carnivores, la chaîne se terminant par les prédateurs terminaux (par exemple, le requin). A leur mort, ces derniers sont décomposés par les Bactéries. Les sels minéraux ainsi formés seront à nouveau utilisés par les Algues photosynthétiques, qui sont donc les *producteurs primaires.*

Le cycle ainsi formé est en réalité plus complexe : à chaque phase, tous les organismes ne sont pas condamnés à être mangés. Beaucoup d'entre eux réussissent à survivre, à se reproduire et meurent de leur belle mort. Leurs cadavres tombent continuellement des couches d'eau supérieures vers le fond, où ils servent de nourriture à d'autres êtres vivants *(saprophages)* [à moins qu'ils n'aient été happés ou décomposés au cours de la descente]. Dans cette dernière phase, les cadavres sont transformés en sels minéraux par les Bactéries *(décomposeurs).*

L'ensemble du cycle forme donc un réseau de chaînes alimentaires, que nous allons analyser plus en détail. Ces chaînes sont très variées et dépendent des habitudes alimentaires des organismes, lesquels ne sont pas répartis au hasard dans le milieu marin. Nous savons en effet que, si les océans forment un milieu continu, c'est-à-dire sans obstacles « matériels » empêchant la propagation des êtres, les conditions physico-chimiques y diffèrent selon les régions et selon la profondeur. Les milieux aquatiques offrent donc une grande diversité d'habitats ; ceux-ci ont fait l'objet d'une classification, d'ailleurs applicable à toute collection d'eau de grand volume.

Les différents types de milieux marins

On sait que les continents sont bordés par un *plateau continental,* plus ou moins large, qui descend en pente douce. Vers 200 m de profondeur, le fond s'incline brusquement et présente une pente très accentuée (le *talus continental*) jusqu'à une profondeur de 2 000 à 5 000 m. Les grands fonds, qui sont souvent assez plats (les *plaines abyssales*), peuvent être coupés de chaînes de montagnes sous-marines ou de grandes fosses.

Le plateau continental et les masses d'eau qui le couvrent constituent la *province néritique;* cette région contient la plupart des Algues fixées et presque tous les Poissons pêchés par l'homme. La *province océanique* englobe tout le reste, c'est-à-dire la région des hautes mers située au-delà du plateau continental.

Dans chacune de ces provinces, les organismes marins, les crabes par exemple, peuvent vivre sur le fond; on dit qu'il s'agit d'espèces *benthiques.* Le *benthos* est un ensemble complexe constitué de diverses biocénoses. On peut en effet y rencontrer des organismes *fixés :* des Algues, mais aussi des animaux dont de nombreuses espèces vivent attachées au substrat *(animaux sessiles),* tels les Éponges, les Hydraires, les balanes, etc. D'autres animaux marchent, rampent ou nagent sur le fond. Les uns, certains Vers par exemple, se déplacent très peu : ce sont des *sédentaires.* D'autres, comme les étoiles de mer, les bigorneaux, etc., sont capables de déplacements importants *(faune vagile).* Les sédiments eux-mêmes sont habités : on y rencontre des animaux fouisseurs (Vers, Lamellibranches...) et de nombreux micro-organismes décomposeurs.

Si les êtres benthiques sont très nombreux, il existe aussi de nombreux organismes vivant en pleine eau, sans contacts avec le fond, même pour leur nourriture. De telles espèces sont dites *pélagiques.* Le *pélagos* se subdivise en deux sous-ensembles : le *plancton,* formé par l'ensemble des organismes vivant librement dans les eaux et passivement entraînés par elles, et le *necton,* qui englobe toutes les espèces dont la motilité propre est suffisante pour qu'elles soient indépendantes des courants (Poissons, baleines, etc.).

Les biocénoses sont réparties selon une *zonation verticale,* correspondant à la variation des propriétés physico-chimiques du milieu marin avec la profondeur. Le peuplement des provinces benthiques et pélagiques s'effectuera donc selon cette zonation.

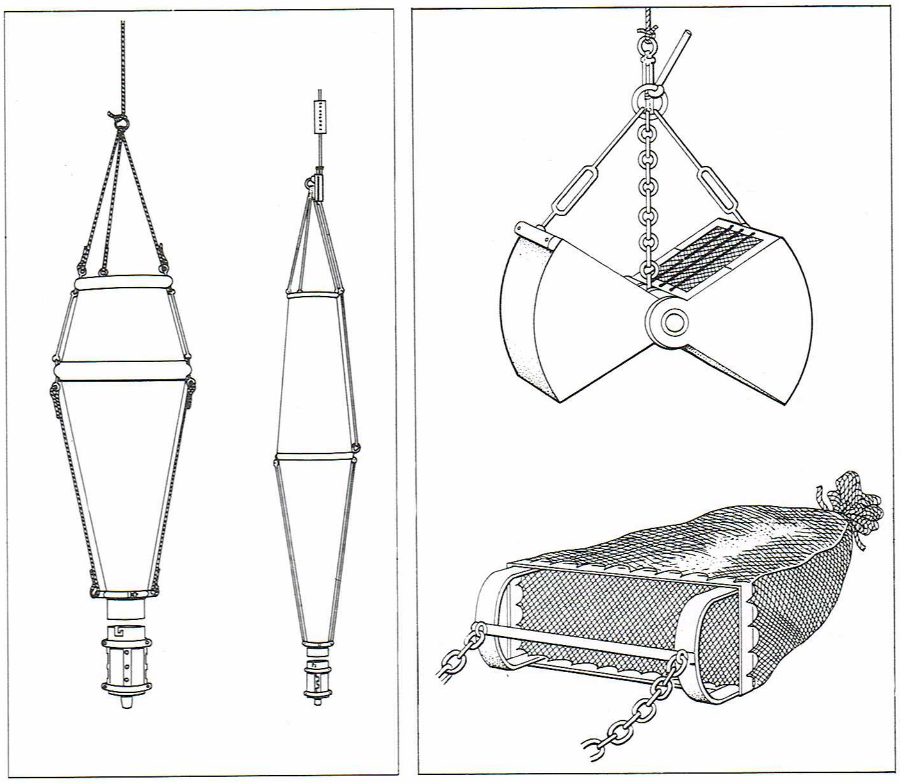
Pérès et Picard ont proposé une classification qui repose sur des caractères écologiques fondamentaux (éclairement, durée d'émersion, pression) et permet de classer les principaux ensembles biologiques marins de la surface du globe. Dans le domaine benthique on distingue ainsi les étages : supralittoral, médiolittoral, infralittoral, circalittoral, bathyal et enfin abyssal. Le domaine pélagique est divisé en zones. On distinguera successivement, en allant vers le fond, une zone *épipélagique* qui est celle où l'assimilation chlorophyllienne est possible (jusqu'à 120 m environ), puis les zones *méso-, infra-, bathy-, abysso-* et *hadopélagique.*

La vie en pleine mer : les organismes pélagiques

Le plancton

Le plancton est constitué des organismes flottant librement dans les eaux ou nageant faiblement, et qui ne peuvent échapper aux courants qui les entraînent. Le terme, créé par V. Hensen en 1886, englobe donc, par définition, non seulement les petits organismes, mais aussi les êtres vivants de grande taille qui, telles les méduses ou les sargasses flottantes, sont entraînés passivement par les masses d'eau en mouvement.

On récolte le plancton en traînant dans l'eau, à vitesse réduite, une sorte de filet conique constitué d'un tissu à mailles fines. L'eau filtre, et les organismes retenus par le tissu s'accumulent dans un collecteur détachable fixé à la pointe du cône. Les dimensions des éléments du plancton sont d'ailleurs très variées. On peut répartir arbitrairement les formes planctoniques en plusieurs types : le *macroplancton,* formé d'êtres visibles à l'œil nu (de quelques millimètres pour la plupart à plus de 1 mètre chez certaines grandes méduses), le *microplancton* (de quelques millimètres à 50 μ), et le *nanoplancton,* constitué d'organismes d'une taille inférieure à 50 μ qui passent à travers les mailles du filet. Naturellement, la capture d'êtres de tailles aussi dissemblables exige la mise en œuvre de techniques de pêche différentes. Le même problème se pose à leurs prédateurs. Certains animaux consommateurs de plancton filtrent d'énormes quantités d'eau pour en extraire les minuscules organismes qui y sont contenus. Un tel mécanisme alimentaire exige de la part de l'animal filtreur la différenciation de structures spécialisées. D'autres n'utilisent pas des dispositifs aussi complexes et se spécialisent dans la chasse d'animaux, parfois aussi gros qu'eux.



I.G.D.A.

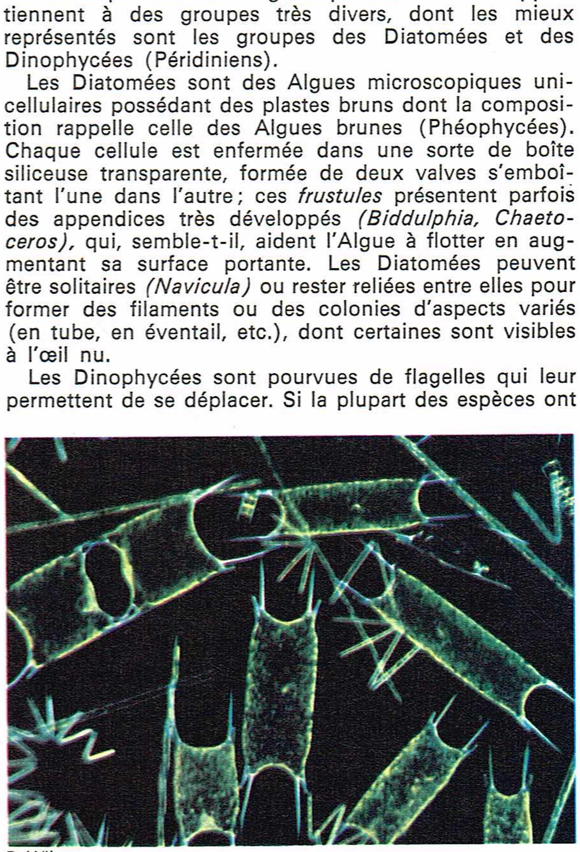
▲ *Divers* **dispositifs de capture** *des organismes marins : à gauche, deux filets à plancton (modèle normal, à gauche; modèle à fermeture, à droite); à droite, en haut, une benne pelteuse de Petersen; en bas, une drague.*

— *Diversité des organismes planctoniques*

● Le *phytoplancton* est composé d'Algues, souvent microscopiques, qui synthétisent leur propre substance en utilisant l'énergie lumineuse captée par leurs pigments et les éléments minéraux qu'elles puisent dans l'eau. Ces végétaux servent de nourriture aux animaux herbivores. Ils forment ainsi ce que Prescott a appelé de façon imagée les « pâturages de la mer ». La photosynthèse exigeant un éclairement suffisant, le phytoplancton occupe donc les parties supérieures des mers, sur quelques mètres d'épaisseur. Les Algues qui le constituent appartiennent à des groupes très divers, dont les mieux représentés sont les groupes des Diatomées et des Dinophycées (Péridiniens).

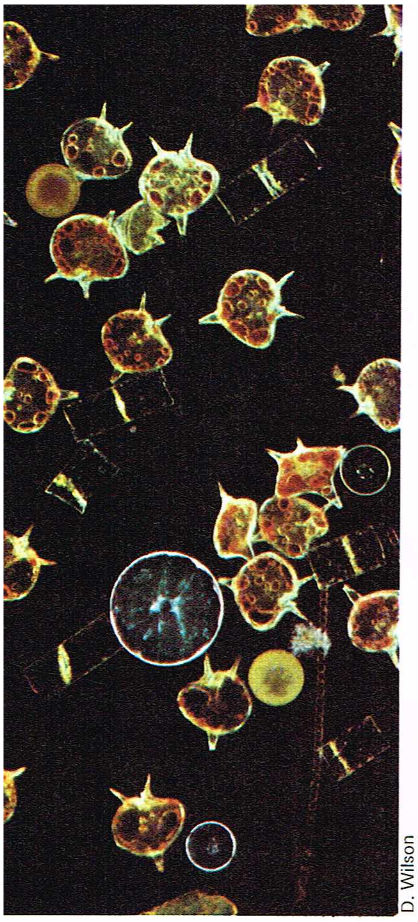
Les Diatomées sont des Algues microscopiques unicellulaires possédant des plastes bruns dont la composition rappelle celle des Algues brunes (Phéophycées). Chaque cellule est enfermée dans une sorte de boîte siliceuse transparente, formée de deux valves s'emboîtant l'une dans l'autre; ces *frustules* présentent parfois des appendices très développés *(Biddulphia, Chaetoceros),* qui, semble-t-il, aident l'Algue à flotter en augmentant sa surface portante. Les Diatomées peuvent être solitaires *(Navicula)* ou rester reliées entre elles pour former des filaments ou des colonies d'aspects variés (en tube, en éventail, etc.), dont certaines sont visibles à l'œil nu.

Les Dinophycées sont pourvues de flagelles qui leur permettent de se déplacer. Si la plupart des espèces ont



P. Wilson

◀ *Les Diatomées constituent un des éléments les plus importants* **du phytoplancton;** *ici, quelques Diatomées et autres Algues vues,* **in vivo,** *au* **microscope :** **Biddulphia sinensis, Rhizosolenia sp., Talossiothrix sp.; Chaetoceros sp.,** *etc.*



D. Wilson



C. Carré - Jacana

▲ *A gauche, plancton marin à* Peridinium depressum *(dominant), Diatomées, œufs et larves divers. A droite, dans le plancton permanent (holoplancton), les Chétognathes, tels ces* Sagitta setosa, *sont des « Vers » particulièrement abondants.*

▼ *Des études précises sur le* phytoplancton et ses variations d'abondance, *dans l'Atlantique Nord notamment, ont montré que la population des Diatomées* (Chaetoceros curvisetus, *ici) présente deux poussées successives au cours de l'année.*

une nutrition typiquement végétale, d'autres n'ont pas de plastes et se nourrissent par ingestion de proies solides, comme les animaux. Parmi les formes les plus souvent rencontrées, citons *Peridinium, Gonyaulax* et *Gymnodinium*. La noctiluque *(Noctiluca)*, dépourvue de pigments, a la particularité d'émettre une lumière blanchâtre quand elle est excitée par le choc des vagues.

On trouve également des Cyanophytes *(Trichodesmium)* et des Coccolithophoridés à coque munie de petits disques calcaires. Les *Phaeocystis* (Chrysophycées) forment des colonies flottantes mucilagineuses, dans lesquelles les cellules sont groupées en amas et dont la pullulation peut causer des dommages aux filets des pêcheurs. Il existe bien d'autres organismes que nous ne citerons pas ici. Par ailleurs, aux époques reproductrices, on rencontre le long des côtes des myriades de spores et de gamètes flagellés émis par les Algues benthiques.

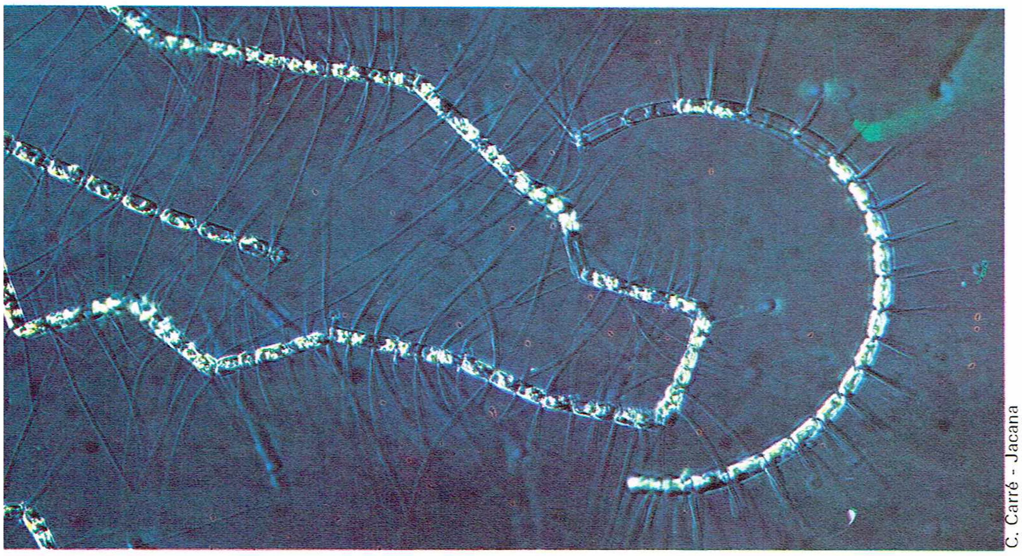
● Le *zooplancton* englobe une extraordinaire variété d'organismes, qui appartiennent parfois à des groupes très évolués. Tous les embranchements marins possèdent des formes planctoniques. Si certains animaux sont toujours planctoniques, beaucoup d'autres présentent, en plus de leur vie planctonique, une période nageuse dans le necton ou une phase de vie benthique.

★ Dans le *plancton permanent (holoplancton)*, on rencontre des Protistes, comme les Foraminifères à coquille calcaire et les Radiolaires à squelette siliceux. On trouve également de nombreux organismes pluricellulaires. Parmi les Cœlentérés, signalons les Siphonophores, qui forment des colonies flottantes fréquemment présentes dans les eaux chaudes. Ces curieux organismes sont munis de filaments pêcheurs fortement urticants qui peuvent mesurer plus de 10 m. Leur sustentation est assurée par un énorme flotteur pouvant atteindre 10 à 20 cm de long et qui contient de l'azote, de l'oxygène et de l'oxyde de carbone (velelles, physalies). Les Chétognathes sont des « Vers » particulièrement abondants *(Sagitta)*. Ces animaux, proches des Annélides, possèdent des crochets céphaliques mobiles leur permettant de saisir leurs proies. Certains groupes de Mollusques sont uniquement planctoniques, celui des Ptéropodes par exemple. Certains Tuniciers (Pyrosomes, Dolioles, Salpes et Appendiculaires) sont également particulièrement adaptés à ce mode de vie. Les Crustacés, excessivement nombreux, forment la plus grande partie du zooplancton. Deux groupes sont particulièrement importants, celui des Copépodes et celui des Euphausiacés. Les Copépodes sont de petits Crustacés inférieurs qui mesurent quelques millimètres de long. On en connaît de nombreuses espèces, dont la plus étudiée est *Calanus finmarchicus*, petit animal à antennes démesurées, fréquent dans l'Atlantique Nord. Les Euphausiacés sont des Crustacés supérieurs (Malacostracés), assez analogues à des crevettes et pouvant atteindre jusqu'à 5 cm de long. Ils portent souvent des organes lumineux. Le krill de l'Antarctique *(Euphausia superba)* est la nourriture exclusive des baleines. Cet organisme est si abondant que les baleines peuvent en consommer suffisamment pour atteindre, deux ans après leur naissance, des poids de l'ordre de 80 tonnes pour une longueur de 24 m.

★ Le *plancton temporaire* (méroplancton) est surtout formé de larves libres de nombreux animaux, Vertébrés ou Invertébrés, qui, à l'état adulte, appartiennent au necton ou au benthos. Citons le cas des oursins dont seule la larve *(pluteus)* est planctonique.

— *Biologie du plancton*

● *Le phytoplancton et ses variations d'abondance*. La quantité de lumière nécessaire pour une photosynthèse efficace est différente selon les espèces. La zone superficielle des mers, la plus éclairée, n'est pas forcément la plus productrice; c'est ainsi que les Diatomées ont moins de besoins en lumière que les Péridiniens. Il n'en reste pas moins que toute la vie végétale est concentrée dans une très faible épaisseur d'eau. Des études précises ont montré que, dans l'Atlantique Nord, la population des Diatomées *(Chaetoceros)* présente deux poussées successives au cours de l'année, l'une au printemps et l'autre en automne. Un tel cycle semble dû aux variations de facteurs externes, tels que l'éclairement, la température de l'eau et la teneur en sels nutritifs. L'azote (sous forme d'ammonium, de nitrites et de nitrates) et le phosphore (phosphates) sont nécessaires au plancton. En hiver, ces sels minéraux sont abondants, mais l'éclairement et la température sont trop faibles pour que la photosynthèse s'effectue dans de bonnes conditions : la production de Diatomées est donc basse. Avec le retour du printemps, toutes les conditions sont remplies pour que les synthèses puissent se dérouler à nouveau favorablement, et les Diatomées se multiplier : on a calculé que l'eau de mer peut produire 26,8 milliards de Diatomées pour 0,03 mg de phosphate consommé! Tout va bien tant que ces éléments biogènes sont en quantité suffisante. Mais il apparaît dès la fin du printemps un phénomène d'échauffement assez rapide des eaux superficielles; une discontinuité, la thermocline saisonnière, s'installe alors entre les eaux chaudes supérieures et les eaux froides plus profondes. Cette discontinuité empêche les remontées des nitrates et phosphates. Dans ces conditions, tous les sels nutritifs disponibles sont rapidement utilisés et, faute d'éléments biogènes, la population de Diatomées se réduit de plus en plus, bien que les conditions de température et d'éclairement soient particulièrement favorables. A la fin de l'été, la thermocline tend à disparaître, et des courants ascendants peuvent enfin apporter les sels minéraux dont le besoin se faisait sentir avec de plus en plus d'acuité.



C. Carré - Jacana

Il en résulte une deuxième poussée de croissance de la population de Diatomées. Puis la lumière devient à nouveau insuffisante.

Cet exemple nous montre l'importance considérable des nitrates et des phosphates en ce qui concerne la densité des populations (d'autres éléments sont également nécessaires : le fer, la silice, la vitamine B_{12}). Quand ils sont abondants, on assiste parfois à de véritables pullulations. Les marées rouges *(red tides)* sont dues à des Dinophycées *(Gymnodinium)*, dont le prodigieux accroissement en nombre est lié à une augmentation périodique de la quantité de sels nutritifs disponibles ; on a pu compter, le 23 juillet 1947, plus de 60 millions d'individus par litre dans les eaux du golfe du Mexique ! Ces pullulations entraînent des destructions spectaculaires des Poissons qui sont empoisonnés. Cet effet nocif est dû à la présence de toxines qui, en agissant un peu comme le curare, inhibent la réponse des muscles squelettiques et les paralysent. On estime que 500 millions de Poissons auraient été ainsi détruits en 8 mois dans le golfe du Mexique.

Les Péridiniens présentent des variations annuelles d'abondance, très souvent à d'autres époques que les Diatomées. Dans ces conditions, les proportions relatives de ces deux types d'Algues se modifient continuellement. Des échantillonnages de plancton atlantique ont montré que les Dinophycées constituent, par exemple, 27 % de la flore en octobre, 64 % en novembre et 10 % en décembre. Au cours d'une année, la quantité et la composition du phytoplancton varient donc considérablement. Comme celui-ci constitue la nourriture des herbivores du zooplancton, on peut se demander si ces fluctuations se répercutent sur la population des animaux planctoniques.

● *Le zooplancton : mécanismes alimentaires et répartition*. Il est possible de connaître le *régime alimentaire* de ces animaux en examinant le contenu de leurs tubes digestifs. Les premières conclusions qu'on peut tirer d'un tel examen doivent être confirmées par des élevages réalisés au laboratoire avec essais de régimes différents. Certains animaux planctoniques sont herbivores, d'autres sont carnivores. Les mécanismes de préhension des aliments sont très variés et dépendent naturellement de la taille de la proie.

Prenons, par exemple, un Copépode. Il mesure quelques millimètres de long et se nourrit de petits organismes microscopiques (en général des Diatomées). Pour extraire cette nourriture de l'eau, il doit mettre en œuvre un véritable dispositif de filtration. Certains de ses appendices (les maxilles) sont pourvus de soies garnies de fines barbules. L'ensemble forme une sorte de grille à travers laquelle passe un courant d'eau déterminé par le battement des antennes, mandibules et maxilles. Ce filtre retient les aliments, qui sont ensuite consommés ; chez *Calanus* par exemple, la surface de filtration est d'environ 0,4 mm^2 et l'animal filtre une centaine de cm^3 par jour.

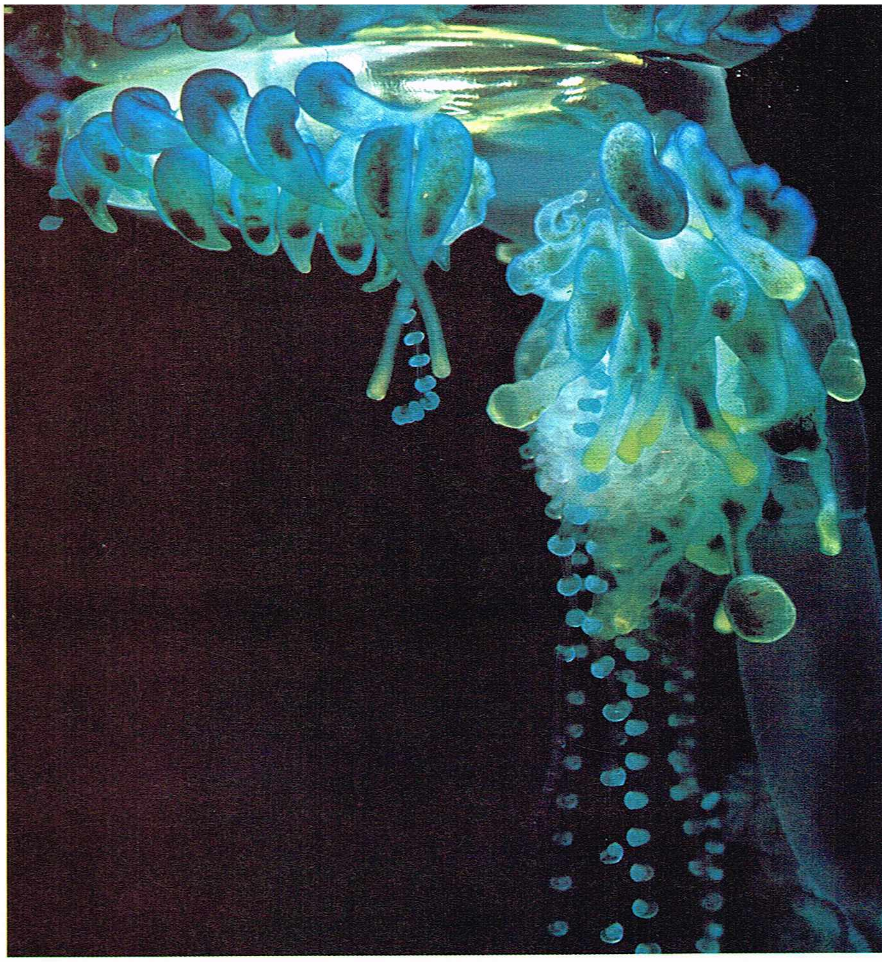
Une telle technique se retrouve, avec des modalités différentes, chez de nombreux animaux. Dans certains cas, il s'y ajoute un enrobage des aliments par des substances muqueuses. C'est ainsi que chez les Tuniciers, les particules alimentaires filtrées par le pharynx sont dirigées par des mouvements ciliaires vers l'endostyle, sorte de canal dont les cellules sécrètent un mucus ; celui-ci se condense en une sorte de « boudin », sur lequel viennent se coller les aliments ; l'ensemble est ensuite conduit jusqu'à l'œsophage. La nutrition par filtration implique une certaine passivité : l'animal filtre tout ce qu'il y a dans l'eau. Son régime alimentaire n'est donc pas strict : il consomme des Algues et de petits animaux.

D'autres animaux capturent leur proie. Les Chétognathes, par exemple, peuvent manger des animaux aussi gros qu'eux ; ils les immobilisent avec leurs crochets céphaliques. Les Siphonophores, également des prédateurs, consomment en général des Copépodes, mais aussi des petits Poissons ; la capture est effectuée à l'aide des filaments pêcheurs pourvus de nématocystes dont les minuscules harpons empoisonnés sont déchargés sur la victime.

★ *Répartition en profondeur, migrations verticales*. Les animaux planctoniques dépendant de l'activité du phytoplancton, il serait logique de les rencontrer à proximité de leurs pâtures. Cela se vérifie en partie. En effet, la vie se clairsème au fur et à mesure que l'on va vers le fond. La biomasse est mille fois plus faible entre 6 000 et 6 500 m de profondeur que de 0 à 50 m. Le plancton se trouve donc plutôt dans les eaux peu profondes (il existe cependant un plancton profond dont nous ne parlerons pas ici).

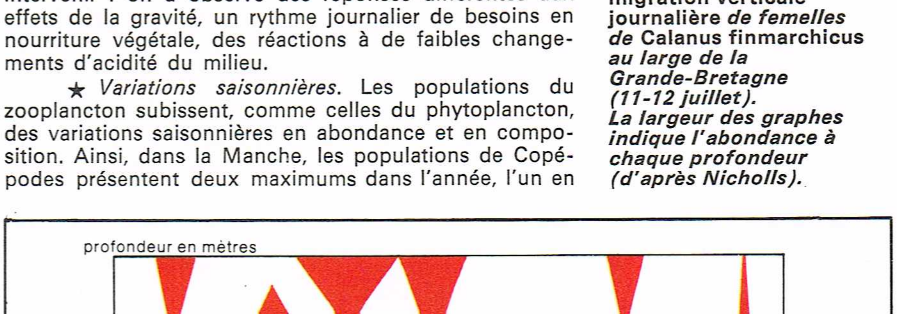
Mais les animaux planctoniques ne restent pas toute la journée au même endroit. En étudiant la répartition en profondeur du zooplancton, on a pu mettre en évidence un phénomène migratoire nycthéméral. Pour des femelles adultes de *Calanus*, d'après Cushing, le schéma général serait le suivant. Ces petits Copépodes montent vers la surface à la tombée du jour, puis descendent au milieu de la nuit ; ils remontent en surface juste avant l'aurore, puis redescendent rapidement en même temps que pénètrent les rayons lumineux, et restent en profondeur (vers 50 m) pendant tout le jour. Ces migrations peuvent atteindre, selon les espèces, de quelques mètres à plus de 800 m. Leur déterminisme est peu connu. Il semble en relation directe avec la lumière ; ces animaux exigent sans doute une intensité lumineuse optimale : ils sont repoussés par une lumière forte et attirés par une lumière faible. Outre ce facteur, des recherches ont montré que d'autres agents pouvaient intervenir : on a observé des réponses différentes aux effets de la gravité, un rythme journalier de besoins en nourriture végétale, des réactions à de faibles changements d'acidité du milieu.

★ *Variations saisonnières*. Les populations du zooplancton subissent, comme celles du phytoplancton, des variations saisonnières en abondance et en composition. Ainsi, dans la Manche, les populations de Copépodes présentent deux maximums dans l'année, l'un en



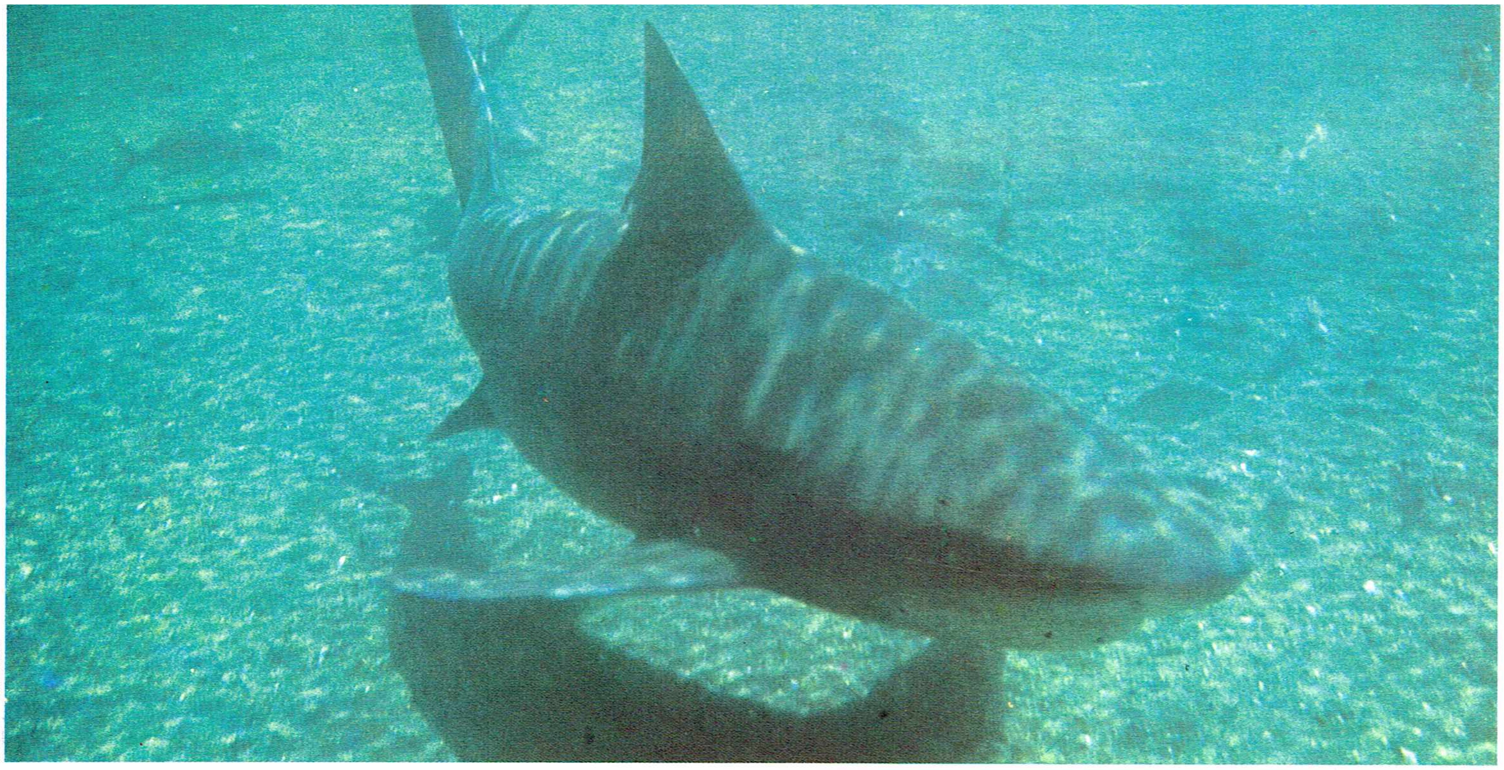
S. Yoff - Jacana

▲ ***Les Siphonophores, tel ce* Physalia*, consomment en général des Copépodes et des petits Poissons qu'ils capturent à l'aide de leurs filaments pêcheurs pourvus de nématocystes.***



Richard Colin

▼ ***Représentation schématique de la* migration verticale journalière *de femelles de* Calanus finmarchicus *au large de la Grande-Bretagne (11-12 juillet). La largeur des graphes indique l'abondance à chaque profondeur (d'après Nicholls).***



Eliott - Jacana

▲ ***Les requins-baleines, ici* Rhincodon typus, *gros consommateurs de plancton, possèdent un filtre à plancton formé par des filaments branchiaux.***

mai, l'autre en août-septembre. Des variations identiques ont été mises en évidence pour d'autres groupes. L'augmentation de la biomasse suit celle du phytoplancton ; ce décalage s'explique, en partie, par le fait que la multiplication du zooplancton est plus lente que celle du plancton végétal. La composition du zooplancton présente également des variations. Certaines sont dues aux compétitions pour la nourriture entre les différentes espèces vivant dans le même milieu. Dans d'autres cas, la décroissance d'une population peut être liée à la voracité ou au grand nombre d'espèces carnivores qui s'en nourrissent. Le long des côtes, enfin, viennent s'ajouter, aux époques reproductrices, les innombrables larves des espèces benthiques.

★ *Répartition géographique*. On connaît peu de formes cosmopolites. Les êtres planctoniques sont, en général, répartis en fonction de la salinité, de la température et de l'éclairement. La plupart ont des exigences écologiques limitées et se trouvent donc toujours dans des eaux présentant les mêmes caractéristiques ; on pourra ainsi reconnaître ces eaux sans faire aucune mesure physique ou chimique, et les suivre dans leurs déplacements ainsi que dans leurs mélanges, en recherchant simplement si telle espèce caractéristique y est présente ou non. Par exemple, dans la Manche, deux espèces de Chétognathes, *Sagitta setosa* et *Sagitta elegans* caractérisent deux masses d'eau différentes. La première espèce est indicatrice d'eaux provenant de la zone néritique et contenant très peu de phosphates ; par contre, *S. elegans* se trouve dans des eaux provenant d'un mélange d'eaux côtières et océaniques de l'Atlantique Nord, lesquelles sont plus riches en plancton ; le développement des larves de Poissons s'y effectue de façon excellente ; la présence d'eaux à *Sagitta elegans* est donc un bon indicateur d'abondance possible de Poissons (harengs).

Voilà quelques données sur les premiers maillons de la chaîne alimentaire des régions pélagiques. Le plancton, qui comprend en effet les producteurs primaires, des herbivores et des carnivores, forme une chaîne ouverte vers le haut. Elle se continue dans le necton : les formes de petite taille sont à leur tour la proie d'organismes plus gros et plus puissants, excellents nageurs qui peuvent échapper aux courants.

Le necton

C'est parmi les animaux du necton que l'on observe la plupart des Poissons consommés par l'homme. On y trouve aussi des Crustacés, des Céphalopodes, des Mammifères marins, etc. Ce sont presque tous des carnivores lorsqu'ils sont adultes.

— *Les consommateurs de plancton*. Ces animaux dépendent assez étroitement du plancton et donc, indirectement, des différents facteurs qui conditionnent l'abondance ou l'absence de celui-ci. C'est dire l'importance d'une bonne connaissance de ces facteurs pour la mise en œuvre de pêcheries rationnelles. En raison de la petite taille de leurs proies, ces animaux doivent eux aussi filtrer l'eau qui les contient. Les arcs branchiaux des Poissons planctonivores sont munis d'épines développées qui réalisent une sorte de filet permettant de concentrer la nourriture dans la bouche. Les baleines utilisent leurs fanons, qu'elles raclent avec leur langue lorsque la pêche est finie.

Le hareng, la sardine et le sprat (Clupéidés) ainsi que l'anchois (Engraulidés) se nourrissent presque exclusivement de plancton. Certains ont un régime mixte composé d'Algues et d'animaux. Par exemple, le hareng jeune consomme des éléments de petite taille : larves diverses, Diatomées, Dinophycées, puis il change de régime pour se consacrer exclusivement à la chasse aux Copépodes ; on a pu compter plus de 50 000 Copépodes dans l'estomac d'un hareng ! Les lieux de pêche sont ceux où ces Crustacés sont abondants, puisque le hareng suit les déplacements horizontaux (courants) des eaux qui en contiennent. D'ailleurs, les pêcheurs évitent depuis longtemps les eaux riches en Diatomées (les « eaux sales »), qui sont pauvres en Copépodes. On connaît un certain nombre de races de harengs, localisées chacune dans des zones déterminées. On les pêche par chalutage ou avec des filets dérivants. De même, la sardine *(Clupéidés)*, la morue *(Gadidés)*, le maquereau *(Scombridés)*, etc., vivent dans les eaux peu profondes de la zone néritique. Le maquereau n'est d'ailleurs consommateur de plancton que dans sa jeunesse ; adulte, il chassera des jeunes d'autres espèces de Poissons (hareng) ou des Poissons de petite taille (lançon).

Les baleines sont des gros consommateurs de plancton. Elles recherchent les couches riches en krill, utilisant un dispositif analogue au « sonar ». Citons aussi les requins-baleines, qui possèdent également un filtre à plancton formé par des filaments branchiaux. Le requin-baleine, parfaitement inoffensif, est le plus grand Poisson connu : il peut atteindre près de 20 m de long.

— *Les grands prédateurs*. Ce sont des Poissons, des Oiseaux, des phoques, des cachalots et certains Invertébrés. Avec eux, nous parvenons au sommet de la chaîne alimentaire. Si de nombreux Céphalopodes (calmars, seiches, pieuvres) vivent de préférence le long des côtes, on peut aussi rencontrer des représentants de ce groupe au large. On les connaît en général à l'état d'échantillons morts ou de débris résultant de combats avec des cachalots, qui en font leur proie. Certains d'entre eux atteignent des dimensions gigantesques : le formidable *Architeuthis* pourrait mesurer, bras compris, de 18 à 20 m de long.

Parmi les Poissons, citons simplement les requins et les thons, qui sont tous les deux des espèces de haute mer. Les requins sont de redoutables prédateurs dont les mâchoires sont garnies de multiples dents. Certains d'entre eux (les roussettes) fréquentent nos côtes, mais la plupart se trouvent au large. La pêche au requin,

effectuée de manière industrielle au filet, est assez pratiquée. Les thons (Thunnidés) sont également des prédateurs terminaux. On distingue communément deux espèces, le thon rouge *(Thunnus thynnus),* qui peut atteindre plus de 2 m de long, abondant dans les mers chaudes et en Méditerranée, et le thon blanc, ou germon *(Thunnus alalonga),* beaucoup plus petit et que l'on rencontre à certaines époques dans l'Atlantique. Ces animaux migrateurs restent toujours dans les eaux ayant les mêmes caractéristiques. Ils se concentrent en certains endroits pour frayer. Après la ponte, ils se dispersent en quête de nourriture dans les eaux qui leur conviennent. Le thon blanc, par exemple, fraye au large des côtes marocaines; on le trouve ensuite en mai dans le golfe de Gascogne, en septembre en mer d'Irlande, puis il disparaît dans les eaux profondes. L'examen du contenu stomacal des représentants de cette espèce montre qu'ils dévorent tout ce qu'ils rencontrent!

— *La faune pélagique des grandes profondeurs.* La biomasse est relativement réduite. Les carnivores et les mangeurs de cadavres dominent. Les effets de l'obscurité, totale à partir de 500 m, ainsi que ceux de la pression sont peu connus. Les Poissons vivant dans les abysses présentent en commun un certain nombre de caractères, qui semblent liés aux conditions de milieu. La bouche prend un développement considérable *(Macropharynx, Gonostoma) :* certains Poissons peuvent absorber des proies aussi grosses qu'eux. Par ailleurs, il se développe de nombreux appendices préhensiles, tactiles, parfois aussi grands que l'animal qui les porte. Enfin, les yeux peuvent être énormes, pédonculés ou au contraire totalement atrophiés. Dans certains cas, sans doute pour pallier le hasard des rencontres, que le petit nombre d'individus rend aléatoires, le mâle vit attaché en parasite sur le corps de la femelle. Autre curiosité, de nombreux organismes présentent des organes lumineux.

Conclusion. Pour les organismes pélagiques, la chaîne trophique, depuis les producteurs primaires jusqu'aux consommateurs terminaux, comporte un nombre de maillons relativement élevé, de l'ordre de quatre ou cinq. En réalité, le fait que beaucoup d'espèces ont un régime diversifié rend plus complexe le schéma des relations alimentaires : on est en présence de réseaux trophiques plutôt que de simples chaînes. L'action des décomposeurs (Bactéries), qui permet de boucler le cycle de la matière organique, est fondamentale pour la remise en circulation, sous forme minérale, des constituants de la matière vivante. Les eaux du large sont cependant pauvres en Bactéries (5 000 à 20 000 par litre); une partie des restes organiques qui tombent lentement vers le fond n'a donc pas le temps d'être minéralisée dans la zone photique; celle-ci perd ainsi régulièrement une bonne portion de ses sels nutritifs au bénéfice des couches profondes.

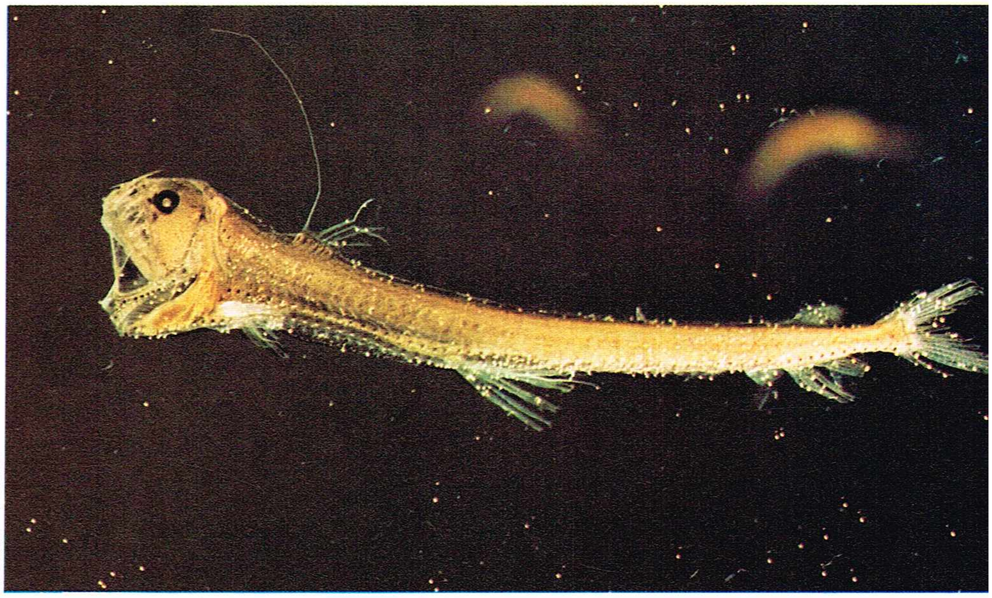
La vie sur les fonds marins : les organismes benthiques

Les organismes benthiques sont très divers et très nombreux dans l'étage littoral. Leur nombre diminue ensuite rapidement avec la profondeur. Par exemple, sur la côte californienne on a pu estimer la biomasse à 4 800 g/m² (dont 4 670 g d'Algues) à 1,5 m de profondeur; à 22 m, elle n'est plus que de 980 g/m² (dont 600 g d'Algues). Les fonds océaniques sont peu peuplés : la biomasse est de 1 g/m² dans le fond de l'océan Pacifique, et de 0,7 g/m² pour l'Atlantique. Comme nous allons le voir, la vie sur les fonds exige des adaptations particulières.

Caractères généraux de la vie benthique

— *Faciès.* La différence entre les vases rencontrées à l'estuaire d'un fleuve et les chaos rocheux qui, non loin de là, s'enfoncent dans l'eau est frappante. On conçoit que les organismes qui vivent dans des milieux si différents aient à résoudre des problèmes différents, que ce soit pour leur fixation, leur nourriture ou leurs déplacements. On voit d'ailleurs tout de suite que le peuplement n'est pas du tout le même. On est ainsi amené à distinguer différents *faciès :* le *faciès rocheux* (roches, quais) et le *faciès meuble,* qui englobe tous les cas où le substrat est mou (sable, vase).

— *Mode de vie.* Une visite de la plage à marée basse permet d'observer des modes de vie très divers. Certains organismes, tels les crabes, se déplacent avec vivacité; d'autres, comme les anémones de mer et les Algues, vivent fixés sur le fond. Enfin, les « tortillons », que l'on rencontre çà et là, nous indiquent que dans les sédiments eux-mêmes vivent des formes fouisseuses (arénicoles par exemple).



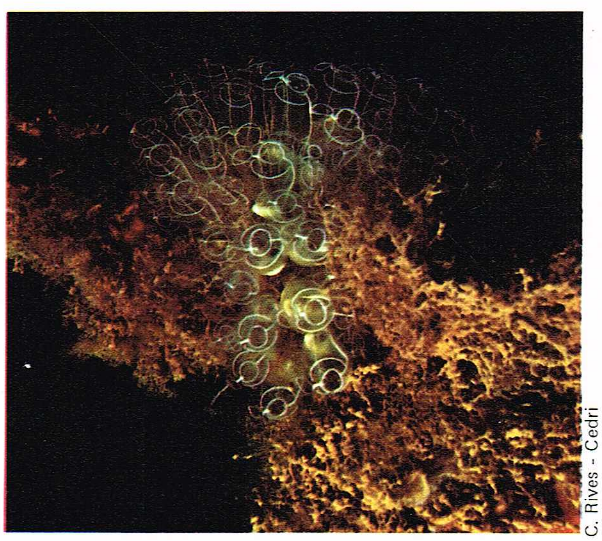
C. Carré - Jacana

▲ ***Les Poissons des grandes profondeurs présentent en commun un certain nombre de caractères qui semblent liés aux conditions de milieu. La bouche, comme on peut en juger sur ce* Chaulodius sloani, *prend un développement considérable.***

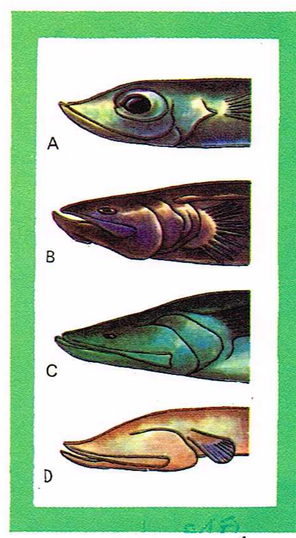
● Les *organismes fixés* (sessiles) sont très nombreux : Algues, Bryozoaires, Éponges, Tuniciers (Ascidies), Mollusques, Crustacés (balanes), etc. Sur les sols meubles, la fixation est assurée par des racines dans le cas de Phanérogames marines, telles que *Zostera.* Certaines actinies sont fichées dans le sédiment comme un pivot. Sur le sol rocheux, les organismes sessiles utilisent divers dispositifs : crampons (haptères) chez certaines Algues, ventouses, etc. Les animaux fixés ont souvent une phase de vie nageuse (larves). La fixation s'effectue selon des modalités assez diverses : la plupart du temps, la forme nageuse, souvent pélagique, voit son phototropisme s'inverser; elle se dirige alors vers le fond et se fixe par la région antérieure. Chez les formes évoluées, les Cirripèdes par exemple, la métamorphose qui suit s'accompagne d'une rotation de 180° ramenant la bouche à l'opposé de la région de fixation.

● Les *organismes libres* peuvent être *sédentaires,* c'est-à-dire effectuer de faibles déplacements (Polychètes sédentaires, Lamellibranches, etc.) ou, comme les crabes et les Poissons, être capables d'effectuer des déplacements notables (formes *vagiles*). Les organismes *fouisseurs* vivent dans le substrat. Quelques-uns d'entre eux sont capables de percer les rochers, *Lithophaga* par dissolution chimique, *Pholas* en utilisant sa coquille comme une vrille. Néanmoins, bien plus nombreux sont ceux que l'on rencontre dans les sédiments meubles, soit

▼ ***A gauche,* Clavellina lepadiformis, *Ascidiacé sessile caractéristique de la vie benthique. A droite, régression progressive de l'œil de divers Poissons Scopélidés des profondeurs : A,* Chlorophthalmus productus, *à 575 m de profondeur; B,* Bathypterois dubius, *à 800-1 000 m; C,* Benthosaurus grallator, *à 3 000 m; D,* Bathymicrops regis, *à 5 000 m.***



C. Rives - Cedri



I.G.D.A.



C. Rives - Cedri



D. Faulkner

▲ ***En haut,*** **Birgus latro,** ***le crabe des cocotiers, est un organisme marin de la zone supralittorale, qui, pour respirer hors de l'eau, a un système buccal et branchial adapté. En bas,*** **Syllarides tridacnophaga,** ***Crustacé benthique capable de se déplacer sur les fonds marins (forme*** **vagile*****).***

en surface, soit dans le sédiment lui-même. Les Poissons plats s'enfoncent, le corps maintenu paradoxalement à l'horizontale, et se recouvrent de sable à l'aide du battement de leurs nageoires (soles et carrelets, raies). Les animaux qui vivent dans le sédiment creusent leurs trous selon des techniques éprouvées (par exemple, certains Lamellibranches utilisent leur pied en forme de soc) et consolident leurs terriers par tassement ou par imprégnation avec des substances muqueuses.

L'extrême variété de ces modes de vie permet une colonisation importante du biotope. Sur certaines côtes, la densité de peuplement est fantastique. La plupart des rochers sont recouverts d'Algues, sur et sous lesquelles vivent de nombreux organismes fixés ou vagiles : Hydraires, Bryozoaires, Ascidies, Crustacés, etc. De telles communautés présentent une très grande diversité, d'une structure et d'une organisation complexes.

— *Nutrition.* Chez les végétaux, les Algues absorbent les sels dissous par toute la surface de leur thalle, les crampons leur servant uniquement à se fixer. Les Phanérogames marines puisent dans le sédiment, avec leurs racines, une partie des sels nutritifs qui leur sont nécessaires. Les animaux peuvent utiliser les petites particules en suspension dans l'eau, les dépôts ou les sédiments *(microphagie)*, ou s'adresser à des proies plus grosses : herbivores, carnivores, nécrophages et détritivores *(mégalophages)*.

● *Mangeurs d'aliments en suspension.* Ce sont des Crustacés, des ophiures, des holoturies, des Polychètes et des Tuniciers, Lamellibranches, etc. Les dispositifs sont assez analogues à ceux observés chez le plancton. Les Bryozoaires, par exemple, possèdent des tentacules munis de cils vibratiles et recouverts d'un mucus engluant les particules. Le battement des cils déplace l'eau vers les tentacules et entraîne le film muqueux vers la bouche; un dispositif analogue est réalisé chez les Polychètes. Chez la moule et l'huître, l'eau est filtrée au niveau des branchies; les particules les plus lourdes sont rejetées à l'extérieur, tandis que les plus légères passent à travers les branchies, puis sont conduites jusqu'aux palpes labiaux par le battement de cils spéciaux; la récolte est ensuite envoyée dans la bouche (une moule filtre plus d'un litre d'eau à l'heure).

● *Mangeurs de dépôts.* Il s'agit de nombreux Polychètes, de Lamellibranches et de certains Échinodermes. On trouve sur le sable et la vase des particules alimentaires sédimentées. Ces couches minces sont formées de matières organiques mortes sur lesquelles prolifèrent des Bactéries, des Diatomées et des larves diverses. Les animaux peuvent soit manger les particules alimentaires du dépôt, soit consommer l'ensemble du sédiment. Certains Lamellibranches (par exemple, *Macoma*) possèdent des siphons inhalants et exhalants très longs et séparés, formant deux tubes sortant de l'animal. Celui-ci vit enterré dans le sédiment et ne laisse passer à l'extérieur que son siphon inhalant, qu'il utilise comme le tuyau d'un banal aspirateur : il le promène sur la surface du dépôt et aspire les substances nutritives, l'eau étant évacuée par le siphon exhalant; le « rayon d'action » est égal à la longueur du siphon. Quand tout ce qui se trouve à sa portée est aspiré, l'animal n'a plus qu'à se déplacer un peu plus loin. Parmi les mangeurs de sédiments, l'arénicole est bien connue des pêcheurs. Elle vit dans un tube en U, dont une extrémité est obstruée par le sable, l'autre, en général ouverte, étant marquée par un tortillon. L'animal se trouve dans la région coudée à la base du U. Il crée, grâce à ses mouvements péristaltiques, un courant d'eau qui va de l'ouverture vers l'extrémité obturée, où cet apport d'eau provoque des éboulements. L'arénicole se nourrit des éboulis ainsi obtenus et rejette périodiquement le sable par l'anus (tortillon).

● *Mégalophages.* Les *herbivores* se trouvent en général dans les habitats rocheux, où ils trouvent un tapis d'Algues. Les Gastéropodes possèdent un bulbe buccal musclé sur lequel on trouve une radula, sorte de ruban où sont plantées de nombreuses petites dents. L'animal râpe l'Algue en sortant sa radula et, en la rentrant, ramène la nourriture dans sa bouche (bigorneaux, troques, patelles, haliotis). Certains oursins et quelques Crustacés sont également herbivores. Les *nécrophages* (Crustacés, goélands) consomment des cadavres. Ils sont d'ailleurs rarement exclusifs.

Les *carnivores* présentent des dispositifs d'attaque très variés : nématocystes des Cnidaires, colloblastes des Cténaires, trompe des Polychètes, tentacules des seiches, dents des Poissons, etc.; certains Gastéropodes (Muricidés) percent un trou dans la coquille de leur proie; les étoiles de mer entrebâillent les valves des Lamellibranches à l'aide de leurs bras, puis introduisent leur estomac en le dévaginant; les sucs digestifs sont déversés sur la victime; la digestion est donc externe.

On voit que les régimes alimentaires sont très variés. De nombreuses chaînes alimentaires sont ainsi mises en œuvre, interférant les unes avec les autres en un réseau trophique, dont l'analyse se révèle difficile.

La vie au voisinage immédiat de la mer : la zone supralittorale

L'étage supralittoral est très rarement submergé, si ce n'est aux fortes tempêtes.

La végétation est composée de Phanérogames halophytes, c'est-à-dire tolérant (ou exigeant) des sols salés. La concentration des sols en sels dissous réduit les possibilités d'absorption d'eau par la plante, en augmentant la pression osmotique externe. Les halophytes pallient cet inconvénient soit en absorbant très peu de sels, soit, au contraire, en les absorbant de manière active de façon à équilibrer les pressions externes et internes. D'autre part, la transpiration ayant tendance à provoquer une accumulation de sels dans les tissus de la plante, ces végétaux ralentissent leur transpiration (plantes « succulentes », par exemple, les salicornes) ou excrètent les sels superflus par des glandes épidermiques *(Tamaris, Avicennia)*.

On rencontre dans la zone supralittorale des animaux terrestres et des animaux marins. Les organismes marins doivent pouvoir respirer hors de l'eau : leurs cavités buccales ou branchiales sont en général très vascularisées et peuvent fonctionner comme un poumon. C'est le cas du crabe des cocotiers *(Birgus latro)* ou des périophtalmes, petits Poissons des mangroves qui vivent presque plus hors de l'eau que dedans. Ces curieux organismes possèdent d'énormes yeux placés sur la face dorsale de la tête (comme de nombreux animaux amphibies), permettant la vision hors de l'eau quand le corps est immergé. Les nageoires pectorales, à base longue, musclée, conformées en pattes, leur permettent de se déplacer en sautillant sur la vase ou même de grimper sur des branches; ils creusent des terriers et se nourrissent d'Insectes, d'araignées et de crabes, qu'ils poursuivent sur le sol; leur respiration est aérienne, et leur bouche emmagasine l'air; la paroi interne y est richement irriguée de capillaires sanguins, au niveau desquels s'effectuent les échanges gazeux.

En ce qui concerne leur reproduction, les animaux qui vivent dans la région supralittorale présentent des adaptations différentes. Certains reviennent à la mer pour pondre. D'autres attendent le moment des pleines mers de vive eau. Ainsi un petit Gastéropode de cette zone, *Littorina neritoides,* synchronise l'émission de ses larves avec l'arrivée de ces grandes marées.

— *Les sables littoraux et les dunes*

Les sables situés près de la laisse de haute mer sont riches en sel et en calcaire (débris de coquille). Sur nos côtes atlantiques, la végétation pionnière est constituée par des Graminées à rhizome traçant (*Agropyrum maritimum, Ammophila arenaria,* l'oyat), des plantes épineuses (*Eryngium maritimum,* le panicaut), des Crucifères *(Cakile maritima),* etc. Le sable apporté par le vent est retenu par les touffes de cette végétation ; il s'accumule derrière chacune d'entre elles, où il forme de petites buttes de sable. Certaines espèces ne survivent pas à cet enfouissement, tandis que d'autres (l'oyat, le panicaut) incurvent leur rhizome vers la surface et le maintiennent ainsi à profondeur constante. Les petites buttes de sable deviennent ensuite coalescentes et se transforment en une dune couverte d'oyats du côté marin et sans aucune végétation du côté opposé. Ensuite, la dune se couvre de végétation sur toutes ses faces : Mousses, Lichens, arbustes, etc. Cette évolution, présentée ici dans le temps, se retrouve en allant de la mer vers l'intérieur.

La faune est constituée de nombreux animaux terrestres, sauf à la laisse de haute mer, où, sous les débris d'Algues ou de feuilles de posidonies (Méditerranée), on trouve des Crustacés, comme le talitre (puce de mer), etc.

— *Les vases littorales*

● Les *marais maritimes des régions tempérées* ont été bien étudiés le long des côtes plates de la mer du Nord. Les vases littorales *(tangue* ou *slikke)* sont formées par des dépôts d'argiles extrêmement fines, apportées par les eaux douces à l'état de suspensions, qui précipitent sur le fond au contact de l'eau de mer. Le substrat ainsi formé dans les estuaires, dans le fond des baies ou le long des cordons littoraux est colonisé par une végétation d'halophytes. Dans les mers à marée, le long des côtes de la Manche par exemple, la slikke est d'abord colonisée par les Diatomées, qui lui donnent sa couleur brune, et par des Cyanophytes. La haute slikke est ensuite occupée par des salicornes, qui freinent le courant et retiennent la vase. Le sol s'élève et se consolide. D'autres espèces peuvent alors venir s'y ajouter : la soude *(Suaeda maritima),* l'obione *(Obione portulacoides),* etc. Ce groupement s'élève au-dessus des eaux, qui ne le recouvrent plus qu'exceptionnellement. On appelle cette formation indurée le *schorre,* qui constitue des prairies salées. Celles-ci peuvent être ensuite dessalées par les eaux de pluie et transformées en polders. La séquence de la colonisation est analogue sur les côtes méditerranéennes, en Camargue par exemple, où les prairies à salicornes (les « sansouires ») couvrent de grands espaces. A mesure que la salure diminue (par exemple, par irrigation), les végétaux terrestres ou d'eau douce peuvent s'y développer (le riz par exemple). Ces groupements sont fréquentés par des milliers d'Oiseaux. Les animaux qui peuplent la vase elle-même sont assez caractéristiques. Le milieu est en effet pauvre en oxygène, et la finesse des sédiments peut entraîner une obturation des orifices respiratoires. Les espèces bien adaptées sont peu nombreuses



C. Souchon

▲ ***Le lis des sables,* Pancratium maritimum, *est une forme caractéristique de la végétation des dunes.***



J. Six

◀ ***La faune des sables littoraux et des dunes est constituée de nombreux animaux terrestres, et notamment de Crustacés comme le talitre* (Talitrus sp.) *ou puce de mer.***

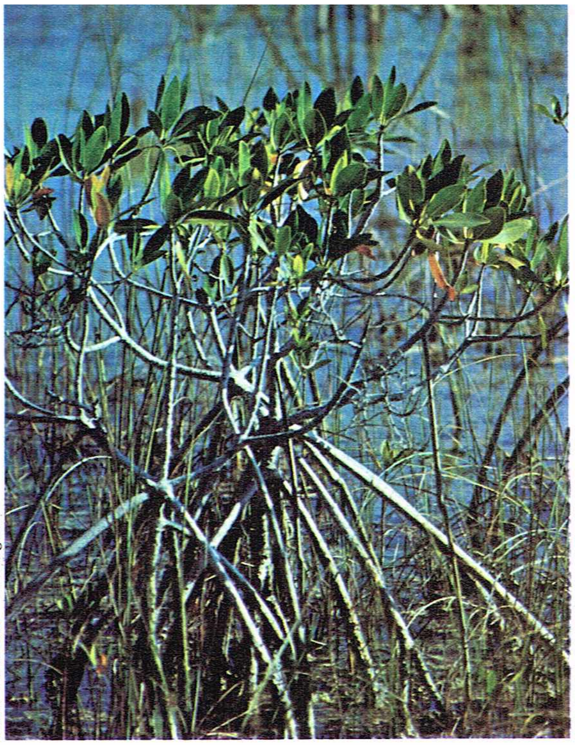
▼ ***Biotope lagunaire à végétation halophile, paysage familier de la Camargue. On reconnaît, à droite, la « sansouire », prairie constituée essentiellement de salicornes* (Salicornia).**



C. Nardin - Jacana



C. Souchon



Bruce Coleman - D. Hughes

▲ ***A gauche, les rochers des côtes atlantiques sont peuplés de Phanérogames variées, notamment de* Crithmum maritimum, *Ombellifère à feuilles « grasses ». A droite,* Rhizophora mangle, *le palétuvier caractéristique des* mangroves, *forêts amphibies des côtes tropicales.***

mais peuvent pulluler en raison de la faible compétition. Ce sont, par exemple : *Mya, Cardium* (Lamellibranches), *Nereis* (Polychète), etc.

● Les *côtes tropicales* sont aussi souvent bordées de véritables forêts amphibies : les *mangroves,* que l'on trouve dans la zone de balancement des marées. Ces formations se développent sur la vase et sont parcourues par un lacis inextricable de marigots. A mesure que de nouvelles vases se déposent, elles sont colonisées par les arbres dont le front avance, tandis que du côté de la terre ferme les sols se consolident, s'assèchent et se dessalent. On distingue, selon leur composition floristique, les mangroves orientales et les mangroves atlantiques, ces dernières étant plus pauvres en espèces. Parmi les arbres citons, entre autres, les palétuviers (*Rhizophora, Avicennia,* etc.). Ils présentent un certain nombre de particularités biologiques remarquables, en relation avec les conditions asphyxiques du milieu : ils ont des racines échasses, leur donnant une assise solide, et des pneumatophores (chez *Avicennia,* ce sont des sortes de piliers verticaux que les racines émettent hors de l'eau et qui permettent une meilleure aération). Le palétuvier est vivipare : le fruit qui contient la graine reste attaché à l'arbre et l'embryon commence à croître ; la plantule se forme avec ses cotylédons, ses feuilles et sa « racine » renflée et longue. On voit ainsi d'innombrables plantules pendre sur les branches, puis elles tombent et viennent se fixer comme des fléchettes dans la vase, où elles s'enracinent. Si elles tombent horizontalement, à marée haute par exemple, elles sont capables de flotter relativement longtemps jusqu'à ce que les conditions soient favorables.

La faune est composée d'animaux terrestres, marins et d'eau douce, notamment de petites anémones de mer *(Thelaceros rhizophorae),* des milliers de crabes. Un Mérostome *(Tachypleus gigas)* se trouve dans les mangroves de l'archipel Indo-Malais. On trouve également des huîtres, de nombreux autres Mollusques marins ou terrestres, et des Poissons (périophtalmes).

— *Les rochers*

Les rochers des côtes atlantiques sont recouverts de Lichens et peuplés de Phanérogames variées : *Crithmum maritimum* (Ombellifère à feuilles « grasses »), *Limonium,* des plantains. De nombreux animaux y vivent : des Oiseaux, des Gastéropodes, des Crustacés (un Isopode : *Lygia oceanica*), etc.

La vie dans les étages médiolittoral et infralittoral

La partie supérieure de cette zone est caractérisée par les variations de niveau des eaux dues aux marées. Les conditions de vie y sont donc très particulières : les organismes ont une vie tantôt terrestre, tantôt aquatique. Ils se répartissent selon leur capacité de résistance.

Ils doivent tout d'abord pouvoir supporter le dessèchement. Certains se réfugient dans des fissures ou sous les Algues au moment de la marée basse. D'autres présentent des adaptations morphologiques leur permettant de retenir de petites provisions d'eau : de nombreux Gastéropodes possèdent un opercule qu'ils maintiennent fermé, les Lamellibranches ferment leur coquille, certains crabes retiennent de l'eau dans leur cavité branchiale. D'autres organismes, enfin, peuvent survivre à la dessiccation et réabsorbent de l'eau lorsqu'ils sont à nouveau immergés (certaines Algues par exemple). Le soleil accélère le dessèchement ; de plus, il échauffe l'eau qui se trouve dans les cuvettes, ce qui entraîne une baisse du taux d'oxygène dissous : les conditions respiratoires des organismes sont donc modifiées.

Les variations très importantes de la salinité peuvent être dues aux apports d'eaux douces des fleuves ou des sources voisines. Les flaques et les cuvettes subissent des sursalures par beau temps, en raison de l'évaporation et des dessalures en cas de pluie. Enfin, l'agitation et le choc des vagues exigent des dispositifs de fixation solides : de nombreux animaux vagiles possèdent des ventouses qui leur permettent de se maintenir au substrat de façon temporaire (les ambulacraires des Échinodermes, les ventouses de certains Poissons, les bras et les ventouses des Céphalopodes).

▼ ***Tableau récapitulatif de la zonation des Algues et des Lichens.***

NIVEAUX	ÉTAGE	VÉGÉTATION
		Faciès rocheux Mode moyennement battu
	Supra-littoral	Ramalina scopularum Xanthoria parietina Verrucaria maura et Caloplaca marina
Pleine mer de vive eau	Médiolittoral	Pelvetia canaliculata Fucus spiralis
Pleine mer de morte eau	Médiolittoral	Fucus vesiculosus
MI-MARÉE	Médiolittoral	Fucus serratus
Basse mer de morte eau	Médiolittoral	Himanthalia elongata Bifurcaria rotunda Laminaria digitata
Basse mer de vive eau		
Basse mer exceptionnelle 0 des cartes	Infra-littoral	Laminaria hyperborea Laminaria ochroleuca

Richard Colin



C. Souchon

▲ ***Les côtes rocheuses sont riches en Algues (brunes, rouges, vertes...). Certaines, comme les laminaires, font l'objet d'une exploitation; ainsi les Algues brunes donnent le goémon qui sert à la fabrication d'engrais, d'iode et d'algines.***

— *Les substrats rocheux*

● *Un exemple de zonation : les côtes rocheuses de la Manche.* Les conditions écologiques particulières aux côtes rocheuses entraînent la formation de ceintures d'Algues brunes dont chaque espèce a des exigences différentes et qui ne se mélangent donc pas. De haut en bas, on rencontre successivement *Pelvetia canaliculata, Fucus spiralis, Fucus vesiculosus, Fucus serratus,* puis les ceintures à laminaires, qui marquent la partie supérieure de l'étage infralittoral.

Dans ces zones les producteurs sont représentés par des Algues très nombreuses (brunes, rouges, vertes...). Dans certaines régions, ces Algues sont d'ailleurs l'objet d'une exploitation : les Algues brunes (fucus et laminaires) donnent le goémon servant à la fabrication d'engrais, d'iode, et d'algines, et les Algues rouges *(Chondrus, Gigartina)* le goémon blanc (dont on extrait l'agar).

Les consommateurs, très abondants, ont les régimes alimentaires les plus variés. Ce sont des animaux fixés : Éponges, Hydraires (anémones de mer), Bryozoaires, Lamellibranches (moules, huîtres...), Crustacés (balanes), etc., ou des animaux vagiles : des Lamellibranches (coquilles Saint-Jacques), des Gastéropodes (gibbules, littorines), Échinodermes (oursins...), des Crustacés (crabes, homards, langoustes, crevettes...), des petits Poissons de roches, etc.

● *Autres biocénoses.* Dans les autres régions du globe où les marées se font sentir, l'organisation générale des biocénoses est assez comparable à celle que nous venons de décrire. On retrouve des ceintures horizontales formées d'Algues brunes, qui sont souvent d'espèces différentes. Par exemple, en Australie, *Hormosira* remplace le fucus et les laminaires de l'hémisphère Nord. Le long du cap Horn et de la Terre de Feu, deux espèces de *Macrocystis* dominent. Dans la Méditerranée, on peut également distinguer une zonation plus ou moins liée aux exigences lumineuses des espèces et caractérisée par des Algues rouges et brunes. Les grandes Algues brunes de l'Atlantique y sont absentes, et les laminaires sont remplacées dans l'étage infralittoral par des *Cystoseires* (fucales). Le sommet de cet étage est souvent marqué par l'abondance des Algues rouges à thalle imprégné de calcaire (« Mélobésiées »), dont certaines espèces *(Lithophyllum)* construisent de véritables plates-formes (les « trottoirs d'Algues »), le long des côtes. Dans tous les cas, les animaux fixés de l'étage infralittoral sont souvent imprégnés de calcaire. Les récifs coralliens sont d'ailleurs une des biocénoses les plus remarquables de cet étage.

● *Récifs coralliens.* Ils constituent une biocénose extrêmement complexe, à biomasse particulièrement élevée (environ 840 g de matière sèche par m²). Ce sont des formations tropicales dont les conditions de vie sont très précises : les eaux doivent être chaudes (25-30 °C), bien oxygénées (eaux agitées) et claires, cet ensemble de conditions permettant un haut taux de métabolisation du calcium chez les organismes qui y vivent. En raison de ces exigences, les récifs sont répartis dans les régions tropicales, entre 30° de latitude nord et 30° de latitude sud (exceptionnellement 32° N. aux Bermudes en raison de l'influence du Gulf Stream), et ne se trouvent jamais à proximité des estuaires ou des volcans en éruption, dont les sédiments les enfouiraient. On distingue communément les *récifs frangeants,* accolés à la terre, le long des côtes escarpées, les *récifs-barrières,* laissant un espace entre eux et la côte (par exemple, la Grande Barrière sur la côte nord de l'Australie), et les *atolls,* qui sont des îles en forme d'anneau entourant un lagon central, qui communique avec la mer par des passes. A marée basse, l'atoll est entouré d'une plate-forme émergée, qui est constituée de coraux et dont le bord externe (vers le large) plonge très rapidement en formant le talus. Les coraux vivants se trouvent au sommet de cette pente, entre 20 et 30 m de profondeur (jamais en dessous de 100 m, ni près de la surface). L'atoll s'accroît donc à ce niveau et « pousse » sur les squelettes calcaires entassés des coraux morts.

★ *Les constructeurs récifaux.* Ce sont essentiellement des Madréporaires (Cnidaires de la classe des Hexacoralliaires), qui sont des colonies de petits *polypes* à squelette calcaire commun massif, le *polypier.* Ces organismes vivent en symbiose avec des Algues unicellulaires microscopiques : les zooxanthelles, qu'ils abritent dans leurs tissus. Ils sont carnivores et mangent de petits Crustacés ou des larves. Des Algues vertes et

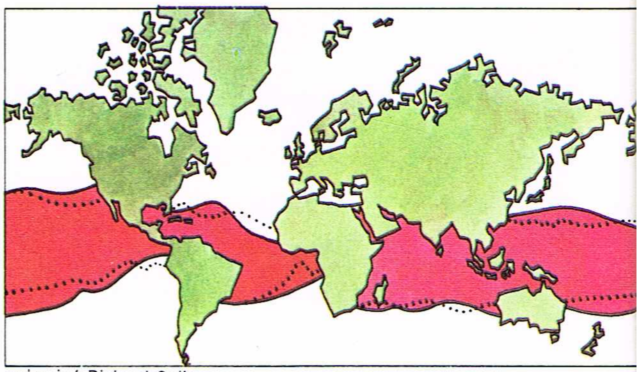


R. Maltini - P. Solaini

◀ ***Cystoseira fimbriata, Algue de l'étage infralittoral en Méditerranée.***



Barletta



redessiné Richard Colin

▲ *A gauche, un exemple de biocénose récifale : la masse poreuse des coraux offre aux organismes des gîtes nombreux. Ici, des Poissons aux vives couleurs du genre* Anthias *sillonnent la barrière de Cœlentérés et de Madréporaires. A droite, représentation cartographique de la distribution des récifs coralliens dans les mers du globe (hachures) et isotherme représentant un minimum de température à la surface de 21 °C en hiver (d'après Moore;* Dreux, Paécis d'écologie, *P.U.F).*

▼ *Un herbier à* Zostera marina, *végétation immergée de l'étage infralittoral atlantique.*

rouges à thalle imprégné de calcaire participent également à la construction. Les Algues rouges (par exemple, *Lithothamnium*) prédominent à l'extérieur du récif (le côté « au vent »). Ces Corallinacées cimentent, en quelque sorte, les organismes entre eux. A l'arrière du récif (le côté « sous le vent »), ce sont les Algues vertes qui sont les plus nombreuses, par exemple, *Halimeda* dont le thalle est entouré d'une sorte de gelée qui s'incruste de calcaire. D'autres organismes à squelette calcaire jouent également un rôle : des Protozoaires (Foraminifères), Bryozoaires, Brachiopodes, Échinodermes, Mollusques Lamellibranches ou Gastéropodes; leur empilement contribue à colmater les interstices laissés par les Madréporaires. La croissance est d'ailleurs très lente : on a calculé que dans les îles Maldives la vitesse de croissance est de l'ordre de 27 à 29 cm pour 1 000 ans! Les modalités de formation sont d'ailleurs peu connues et ont fait l'objet de plusieurs théories.

★ *La biocénose récifale*. De nombreux organismes vivent dans ces récifs sans participer à leur édification. Ils présentent une variété étonnante de formes et de couleurs. Ils sont adaptés à un milieu sans changement, caractérisé par l'absence de variations saisonnières significatives : la différence de température entre la saison chaude et la saison froide ne dépasse pas 3 °C (d'où les résultats catastrophiques de tout changement). De nombreux gîtes sont offerts aux organismes par la masse poreuse des coraux creusée de cavernes et de tunnels communiquant entre eux. Ces organismes ont des régimes variés : plancton, Algues, coraux, autres animaux, détritus, etc. Selon Odum, la biomasse se répartirait ainsi : 700 g de matière sèche par m^2 d'Algues, 130 g/m^2 d'herbivores (dont les coraux), 10 g/m^2 de carnivores.

Le fond est tapissé d'organismes sessiles : des Hexacoralliaires solitaires *(Fungia)*, la gigantesque anémone de mer *Stoichactis*, etc. Les Lamellibranches ont une coquille spécialement épaisse. On rencontre l'huître perlière, l'énorme tridacne, qui peut atteindre 250 kg (récifs indo-pacifiques). Les Gastéropodes présentent des formes fixées (par exemple, *Magilus antiquus*). Les Crustacés sont innombrables, depuis les « crabes-pistolets » *(Alpheus)*, qui claquent des pinces avec force, jusqu'aux crabes terrestres vivant sur l'atoll. On peut encore citer les Échinodermes, les Annélides, à la biologie si curieuse (palolo).

Les Poissons se rencontrent en profondeur ou dans les cuvettes qui se trouvent à la surface du récif. Leurs couleurs sont souvent extrêmement vives et leurs formes très belles. Certains types de coloration ou de forme du corps se retrouvent chez des Poissons parfois assez éloignés du point de vue taxonomique : par exemple, des Poissons, tels que *Chaetodon, Malacanthus* et *Dascyllus*, ont des ornementations identiques dessinant des bandes verticales. Les dents ont souvent subi des adaptations convergentes : ainsi, elles se soudent en un bec permettant de brouter les branches du corail qui constituent leur nourriture habituelle *(Balistes)*, Poissons-coffres, Poissons-globes *(Tetrodon)*, Poissons porcs-épics *(Diodon)*.

Toute la place disponible est donc utilisée. Certaines espèces se laissent recouvrir par le corail : il s'agit de Gastéropodes *(Magilus)*, Lamellibranches ou Sipunculiens. Pour échapper aux prédateurs, des dispositifs de protection sont mis en œuvre : certains crabes se masquent avec une Éponge; les Poissons et les Céphalopodes adaptent leurs couleurs à celle du milieu; certains Poissons *(Amphiprion, Premnas)* vont même chercher refuge entre les tentacules ou dans la cavité d'anémones de mer géantes *(Stoichactis)*, dont le venin ne semble pas les affecter (ces Poissons sont recouverts d'un mucus protecteur). De nombreuses espèces sont toxiques, parfois à certains moments de l'année seulement.

— *Les substrats meubles*

La végétation immergée est assez pauvre en Algues, en raison des difficultés d'ancrage. On trouve cependant un certain nombre d'Algues rouges, brunes, vertes lorsque le substrat le permet (coquilles, galets...). Les producteurs sont surtout représentés par des Phanérogames marines qui forment des herbiers dans l'étage infralittoral : leur rhizome fixe le sable. Ces Monocotylédones de l'ordre des Fluviales sont représentées dans la Manche et l'Atlantique par le genre *Zostera*, en Méditerranée par *Posidonia*, à larges feuilles et dont la souche est recouverte des débris des anciennes feuilles, ainsi que, localement, par *Cymodocea* (jusqu'à 50 m de profondeur environ). De nombreux animaux vivent ou viennent frayer dans ces herbiers.

Sur le sable et dans le sédiment, vivent des Lamellibranches (coques, praires, palourdes, couteaux...), des Polychètes (arénicoles, *Nereis*, sabelles...), des Échinodermes, des Crustacés, des Poissons (dorades, grondins, soles, plies, limandes, etc.). On trouve également dans le sable une faune très curieuse dont les représentants, souvent très éloignés taxonomiquement, présentent des formes convergentes. De très petite taille (inférieure à 1 mm), vermiformes, ils sont munis de dispositifs leur permettant d'adhérer aux grains de sable (Protozoaires, Hydraires, Annélides, Copépodes...).

— *Le faciès d'estuaire*

L'onde de marée se propage en remontant le cours du fleuve. Les estuaires sont donc le lieu de courants



C. Souchon

parfois très violents dont le sens varie plusieurs fois par jour. Les variations de salinité sont importantes. Au contact avec les eaux salées, les argiles en suspension précipitent et forment des vases. La végétation est celle que nous avons décrite plus haut à propos du faciès vaseux. Aux animaux déjà cités s'ajoutent des organismes adaptés au milieu saumâtre : *Nereis diversicolor, Scrobicularies*. Sur les rochers, on trouve des Algues brunes, *(Fucus ceranoides)* et vertes *(Enteromorpha intestinalis)*, ainsi que des animaux : balanes, huîtres, moules, patelles, etc. Les conditions de vie étant très dures, on trouve peu d'espèces; mais celles qui y survivent peuvent pulluler, en raison précisément de la faible compétition.

L'étage circalittoral

A cet étage, l'éclairement est assez faible; aussi n'y trouve-t-on que des Algues tolérantes. Les Algues rouges calcaires sont fréquentes (par exemple, le maerl). Dans les fonds sableux, on trouve de nombreux Lamellibranches (coquilles Saint-Jacques), Échinodermes (ophiures). Sur d'autres substrats, les biocénoses sont différentes. Les Poissons, très nombreux (Poissons plats, grondins, merlus, baudroie, etc.), permettent la « petite pêche ».

Le benthos profond

Dans ces régions, encore peu connues, les peuplements s'appauvrissent avec la profondeur. Dans l'*étage bathyal,* ils sont encore variés et constitués d'espèces vagiles, sessiles ou fouisseuses selon le substrat, qui appartiennent à des groupes différents : Hydraires, Bryozoaires, Polychètes, Mollusques, Échinodermes, Poissons, etc.; dans certains cas, on trouve des Madréporaires (sols rocheux de l'Atlantique Nord). A partir de l'*étage abyssal,* la faune se raréfie fortement. Dans l'*étage hadal,* elle n'est plus représentée que par quelques formes parasites, carnivores ou saprophages.

La biomasse est de l'ordre de 0,1 à 0,2 g par m^2 entre 3 500 et 4 000 mètres de profondeur dans la mer de Behring, alors qu'elle est de 1 000 g/m^2 dans la région infralittorale. Aucun rythme saisonnier n'est discernable. Les populations diminuent non seulement avec la profondeur, mais aussi avec l'éloignement du rivage. Les animaux sont souvent endémiques et présentent les particularités que nous avons déjà soulignées à propos de la faune pélagique des grandes profondeurs : les yeux sont énormes ou absents, les appendices très longs (Crustacés, holothuries...). La nourriture, peu abondante, est surtout constituée de Bactéries et des particules alimentaires qui tombent des étages supérieurs.

Bactéries

Les eaux côtières sont riches en Bactéries (de 500 000 à 3 000 000 de cellules par litre d'eau). La réduction des matières organiques s'effectue très rapidement, et les éléments biogènes sont remis presque immédiatement en circulation. Les quantités disponibles de ces éléments sont donc importantes (avec, en plus, les apports fluviaux), contrairement à ce que nous avons vu pour les zones océaniques. A l'approche des grands fonds, la quantité de Bactéries augmente brusquement pour atteindre des valeurs très élevées (500 000 par cm^3). Elles constituent une part importante de la nourriture des animaux vivant dans ce milieu.

Fonctionnement des écosystèmes marins

Chaînes alimentaires

— *Un exemple : des Diatomées au thon*

Le thon blanc est un grand chasseur qui capture au cours de ses migrations de nombreux animaux nectoniques, des harengs par exemple, lesquels consomment des Copépodes, qui mangent eux-mêmes du phytoplancton (Diatomées). La chaîne alimentaire ainsi constituée comporte des *producteurs* (le phytoplancton), des *consommateurs de 1er ordre* (des herbivores : les Copépodes), de *2e ordre* (des carnivores 1 : le hareng) et de *3e ordre* (carnivores 2). Le terme final, sauf si le thon est pêché, est formé par les *décomposeurs* (Bactéries, Champignons), qui transforment progressivement la matière organique en sels minéraux, lesquels seront ensuite réutilisés.

Chacune de ces étapes correspond à un *niveau trophique,* les organismes d'un niveau donné se nourrissant des êtres du niveau immédiatement précédent et servant de proies à ceux du niveau suivant.

Organisme	Diatomée →	Copépode →	Hareng →	Thon
Taille	0,005 cm	0,01 cm	30 cm	200 cm
Fonction	Producteur primaire	Consom - mateur 1 Herbivore	Consom - mateur 2 Carnivore primaire	Consom - mateur 3 Carnivore secondaire
Niveau trophique	I	II	III	IV

On constate que la taille des organismes augmente au fur et à mesure que l'on monte d'un niveau trophique au niveau suivant : les animaux ne peuvent pas attaquer et consommer des proies trop grosses. Ils ne peuvent d'ailleurs pas non plus manger des proies trop petites, l'énergie et le temps dépensés pour la chasse de tels organismes n'étant pas rentable. Dans une telle chaîne, qui est une *chaîne de prédateurs,* il y a donc un rapport assez étroit entre la taille d'un organisme et celle de son prédateur.

Nous ne nous sommes intéressés jusqu'à maintenant qu'à des individus isolés et à leurs rapports respectifs. Cependant, il est bien évident que l'analyse du fonctionnement de la chaîne trophique doit faire intervenir tous les organismes qui la composent. Pour ce faire, on peut compter le nombre d'individus trouvés à chaque niveau ou, mieux, mesurer leur poids total (leur biomasse) à chaque maillon. Les données ainsi recueillies peuvent être représentées par des « pyramides écologiques » (pyramides des nombres, des biomasses, énergétiques), réalisées en traçant, pour chaque niveau trophique, un rectangle (à largeur constante) dont la longueur est proportionnelle à la valeur du paramètre étudié. La pyramide des biomasses a, en général, la pointe tournée vers le haut. Dans le milieu marin (et dans de nombreux autres milieux aquatiques), cette pyramide est inversée pour les peuplements pélagiques. Dans la Manche, par exemple, la masse du phytoplancton (4 g/m^2) est inférieure à celle du niveau comprenant le zooplancton et la faune benthique (21 g/m^2).

En réalité, bien que la biomasse du phytoplancton soit faible, sa productivité est importante en raison de sa vitesse de multiplication; c'est simplement parce qu'il est consommé rapidement par les autres niveaux qu'il n'est présent qu'en faible quantité à un instant donné. La chaîne que nous venons d'illustrer rapidement n'est d'ailleurs pas si simple. Tout d'abord, des organismes meurent et sont décomposés à chaque niveau trophique. D'autre part, les régimes alimentaires ne sont pas exclusifs : un même animal peut appartenir à des niveaux trophiques différents. Dans ce cas, les chaînes se relient entre elles et forment un *réseau trophique.*

Si la connaissance des biomasses est importante, il convient toutefois de la compléter par des études donnant la productivité, c'est-à-dire la quantité de matière vivante produite par unité de temps à chaque niveau trophique.

— *Chaînes de prédateurs benthiques*

Elles sont souvent assez courtes.

Dans les récifs coralliens, la structure devient extrêmement complexe, du fait de l'appartenance des coraux à plusieurs niveaux trophiques. On sait qu'ils vivent en symbiose avec des Algues microscopiques, les zooxanthelles, ainsi qu'avec d'autres Algues filamenteuses. Des calculs précis (Odum et Odum, 1955), effectués dans l'atoll d'*Eniwetok,* ont montré, après examen au microscope des tissus coralliens et dosage des chlorophylles, que les coraux contenaient plus de 75 % de

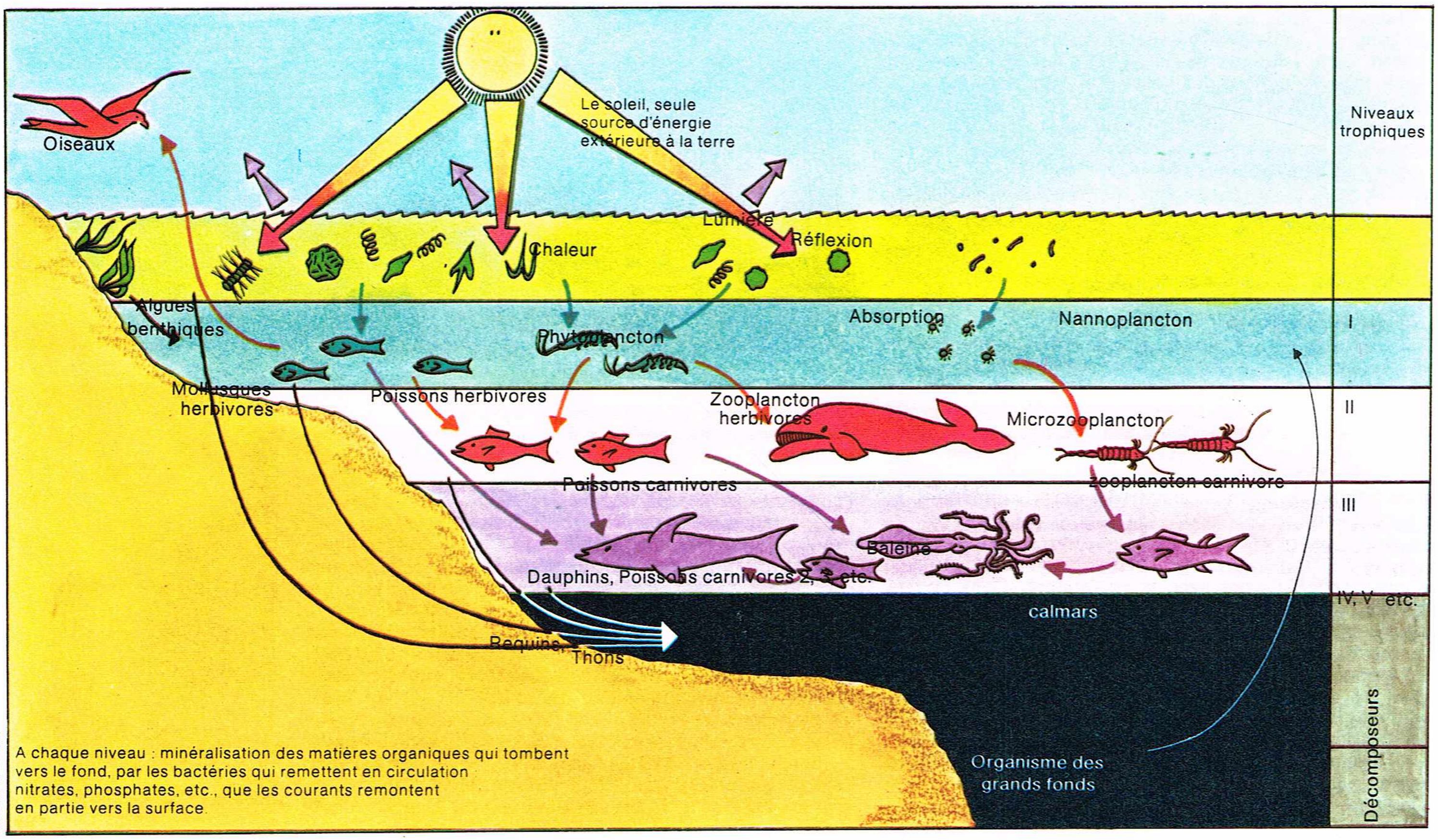


H. Chaumeton - Jacana

▲ *En haut, schéma de la chaîne alimentaire des Diatomées au thon. En bas,* **Nereis diversicolor,** *organisme adapté au milieu saumâtre et vaseux des estuaires.*

▼ *Tableau représentatif d'un niveau trophique étudié le long de la côte du Pacifique. Les biomasses sont indiquées pour un volume donné : on constate que les rapports entre les biomasses des niveaux successifs sont tels que la pyramide revêt un aspect classique.*

Organisme	Plancton →	Coquillage (Chama) →	Étoile de mer
Nombre	4 milliards	110 000	2 800
Biomasse	2 903 kg	725 kg	90 kg



Richard Colin

▲ ***Diagramme simplifié des transferts d'énergie dans l' « écosystème marin ». La stratification représentée correspond uniquement à celle des niveaux trophiques (pour les 4 premières strates seulement) et non à une quelconque répartition selon la profondeur; les animaux des niveaux 3 et 4 pouvant se trouver près de la surface.***

tissus végétaux contre 25 % seulement de tissus animaux (on trouve en effet des Algues dans, entre et sous les polypes). La biomasse végétale est de 500 à 1 000 g de matières sèches par m^2, la biomasse totale des coraux étant de 665 à 1 335 g/m^2. Ces producteurs servent pour la nourriture des herbivores, qui sont les coraux (puisqu'ils utilisent les Algues symbiotes), des Échinodermes, Mollusques, Crustacés et Poissons. Les carnivores (consommateurs 2) sont encore les coraux, qui consomment la nuit des larves et de petits Crustacés, ainsi que d'autres animaux (Annélides, Crustacés, Mollusques, Poissons...). Dans la pyramide des biomasses, les coraux apparaissent aux trois niveaux trophiques, même au niveau des producteurs primaires si l'on tient compte de la présence des Algues qui leur sont liées.

— *Chaînes de prédateurs conduisant à des Poissons pêchés par l'homme*

Les chaînes sont ici plus longues que dans les écosystèmes terrestres ou benthiques. Il n'est pas rare d'y rencontrer cinq ou six niveaux trophiques successifs. La taille des producteurs influence d'ailleurs considérablement la longueur de la chaîne.

Selon Ryther (1969), on peut, à cet égard, distinguer trois zones.

● *En haute mer,* le nanoplancton, qui domine, ne peut être utilisé par les Crustacés du zooplancton, en raison de sa petite taille : ceux-ci doivent donc se rabattre sur d'autres nourritures. *Euphausia pacifica,* par exemple, est herbivore dans les eaux côtières du Pacifique; il devient carnivore dans les eaux du large, où le plancton est trop petit pour lui. Le nanoplancton est donc consommé par des éléments du microzooplancton (Foraminifères, Radiolaires), lesquels sont la proie des Copépodes, etc. :

I		II		III		IV
Nano-plancton	→	Microzoo-plancton herbivore	→	Plancton carnivore	→	Chétognathe
						↓
						V
				Thon Dauphin...	←	Petits Poissons

Il y a donc au moins cinq niveaux trophiques entre le producteur et le Poisson consommable par l'homme.

● Dans les *régions côtières,* où les sels nutritifs sont abondants, on trouve, en plus du nanoplancton, du phytoplancton suffisamment grand pour être filtré par les Euphausiacés et les Copépodes du zooplancton, lesquels sont mangés par de nombreux Clupéidés comestibles. Ainsi, on peut compter trois niveaux trophiques successifs avant d'atteindre les Poissons susceptibles d'être pêchés.

● Dans les *régions d'upwelling,* le phytoplancton est souvent constitué de formes coloniales qui atteignent parfois de grandes dimensions (quelques centimètres). Ces agrégats peuvent être directement consommés par des Poissons. La plupart de ceux que l'on rencontre dans ces zones sont d'ailleurs des herbivores pendant la plus grande partie de leur vie (par exemple, l'anchois péruvien *Engraulis ringens*). La chaîne alimentaire qui conduit aux animaux comestibles est donc ici très courte.

— *Chaînes à point de départ détritique*

Un exemple en est fourni par l'étude très complète de Teal, sur des marais salants de Géorgie. Le producteur est une Graminée qui est consommée par certains Insectes, lesquels sont la proie d'animaux carnivores. A cette chaîne de prédateurs s'ajoute une chaîne saprophytique : la litière des feuilles décomposées sert de nourriture à des crabes, des Mollusques ou des Polychètes, lesquels sont mangés à leur tour par des carnivores (des crabes, des Oiseaux, des ratons-laveurs). On a donc la chaîne :

Litière de spartines producteurs primaires	→	Annélides saprophages	→	Oiseaux carnivores primaires

Productivité des océans

— *Productivité primaire*

Les producteurs sont les végétaux autotrophes, surtout le plancton. Pour évaluer la productivité primaire, on dispose de plusieurs méthodes.

On peut récolter à des intervalles de temps précis la totalité des végétaux contenus dans un endroit témoin et mesurer, après déshydratation, la quantité de calories qu'ils renferment. Cette méthode est aléatoire en ce qui concerne le phytoplancton.

La méthode de Gaarder et Gran (1927) se fonde sur le fait qu'on sait que l'émission d'oxygène et l'absorption

de gaz carbonique sont en rapport direct avec la quantité de substances organiques synthétisées par assimilation chlorophyllienne : on peut mesurer l'un ou l'autre de ces paramètres et en déduire les synthèses. On se sert de deux récipients contenant du phytoplancton et de l'eau; la consommation d'oxygène est mesurée dans un récipient opaque, la production (moins l'oxygène qui est absorbé par la respiration) dans un flacon transparent; on dose l'oxygène au bout d'un temps déterminé. La somme des valeurs obtenues donne la productivité primaire nette.

Il existe une méthode utilisant des éléments radioactifs. Elle a été employée pour la première fois en 1957 par Steemann-Nielsen. Une quantité connue de gaz carbonique marqué au carbone $_{14}$ est ajoutée à un volume précis d'eau de mer dont on connaît la teneur en CO_2. En déterminant la quantité totale de carbone marqué contenu dans le plancton à la fin de l'expérience, on peut calculer la quantité totale de carbone assimilé par le phytoplancton (en admettant que les gaz carboniques marqué et non marqué sont utilisés uniquement pour la photosynthèse et à la même vitesse).

Les résultats obtenus avec ces différentes méthodes ne sont d'ailleurs pas identiques : la méthode de mesure de l'oxygène rejeté donne des valeurs de productivité supérieures de 33 % environ à celles établies par la méthode du carbone marqué. Cette productivité peut être donnée en grammes de carbone, en poids de matière sèche ou fraîche, ou en kilocalories par unité de surface et par unité de temps.

Il faut aussi distinguer productivité nette et productivité brute; ainsi, la productivité primaire brute dans la mer des Sargasses (Riley, 1957) est de 0,55 g C/m²/jour, alors que la productivité primaire nette y est de 0,26 g C/m²/jour : les pertes sont donc là de l'ordre de 50 %.

Nous donnons ci-dessous quelques chiffres (Ramade, 1974, d'après divers auteurs) qui permettront de faire des comparaisons entre la productivité primaire nette de quelques écosystèmes marins et celle de certains écosystèmes terrestres.

		Mat. sèche/m²/an
Marin	Zone pélagique tropicale	100 g
	Plateau continental tempéré	200 g
	Récif corallien tropical	4 900 g
Terrestre	Forêt caducifoliée tempérée	1 200 g
	Forêt ombrophile tropicale	6 000 g
	Champ de maïs	2 500 g
	Désert	200 g

La productivité primaire des océans est donc très faible, surtout dans le domaine pélagique. Seuls les récifs et quelques écosystèmes particuliers (estuaires, mangroves) atteignent les niveaux élevés des forêts tropicales.

L'évaluation de la productivité primaire totale des océans se heurte à de nombreuses difficultés. Il faut d'abord recueillir le plus grand nombre de valeurs dans les milieux les plus variés (or, les océans n'ont pas été entièrement étudiés). D'autre part, tous les calculs doivent être corrigés par une estimation des variations annuelles. C'est ce qui explique que l'on trouve dans la littérature consacrée à ce sujet les chiffres les plus divers et parfois contradictoires.

Compte tenu des expéditions les plus récentes, on peut donner les valeurs suivantes.

- La *productivité en pleine mer* serait de 0,15 g de C/m²/jour, soit environ 50 g de C/m²/an.
- La *productivité des régions côtières* varierait selon les milieux (Dajoz, 1971, d'après divers auteurs).

Algues de la Nouvelle-Écosse :	3,58 g de C/m²/jour
Eaux côtières de Long Island Sound :	3,20 —
Mangrove à Porto-Rico :	16 —
Récif corallien :	10 à 23 —

En moyenne, la productivité se situe entre 0,8 et 3,5 g de C par m² et par jour. Ryther (1969) l'estime à 100 g/m²/an.

- Pour la *productivité des régions d'upwelling*, Ryther donne des valeurs de l'ordre de 300 g de C/m²/an.

Grâce à ces renseignements, on peut alors estimer la production moyenne totale en multipliant les résultats obtenus par les surfaces correspondant aux types définis. Ryther propose les valeurs suivantes :

- *Eaux du large* (90 % de la surface) : 326 millions de km²; la productivité totale serait donc de 16,3 milliards de tonnes de carbone par an.
- *Zones côtières* (9,9 % de la surface) : 36 millions de km². La productivité totale serait de 3,6 milliards de tonnes de carbone par an.
- *Régions d'upwelling* (0,01 %) : 0,1 milliard de tonnes de carbone par an.

La productivité primaire totale des océans serait donc d'environ *20 milliards de tonnes de carbone par an.* Steeman-Nielsen donnent, pour leur part, des chiffres de l'ordre de 15 milliards de tonnes. La productivité est donc bien plus faible que celle des terres émergées : les océans qui recouvrent les 7/10 de la surface du globe ne participent que pour 40 % à la productivité primaire mondiale. On évalue à $5 \cdot 10^{20}$ kcal l'énergie solaire totale reçue par la Terre en un an, soit $3{,}6 \cdot 10^{20}$ kcal pour les océans : or, la production des océans ne correspond qu'à environ $4 \cdot 10^{17}$ kcal. L'efficacité photosynthétique est donc très faible : elle est de l'ordre de 0,1 %.

— *Productivité secondaire et sources maritimes de nourriture humaine*

Il s'agit du taux d'accumulation de matière vivante au niveau des hétérotrophes (consommateurs et décomposeurs). On l'évalue en calculant la biomasse à chaque niveau trophique ou en étudiant le rendement des pêcheries. L'efficacité des transferts d'énergie d'un niveau trophique au niveau suivant varie beaucoup d'une chaîne à l'autre : Slobodkim (1961) l'estime à 10 %, Schaeffer à 20 %. De toute façon, il est évident que la production sera d'autant plus faible que la chaîne trophique y conduisant sera plus longue. Par exemple, si l'on estime l'efficacité à 10 %, on aura :

I	II	III	IV	V
Phytoplancton →	Copépode →	éperlan →	maquereau →	thon
1 000 kg	100 kg	10 kg	1 kg	0,1 kg

alors que :

I	II	III
Phytoplancton →	Euphausiacé →	baleine
1 000 kg	100 kg	10 kg

Ainsi, la même quantité de phytoplancton donne 10 kg de baleine et 100 g de thon. Il serait donc plus rentable, au point de vue économique, de consommer des organismes situés à un niveau trophique relativement bas !

Si l'on connaît la productivité primaire totale, le nombre de niveaux trophiques conduisant aux Poissons comestibles et l'efficacité écologique, on peut calculer, de manière théorique, la production piscicole totale. On le voit, le grand large produit une fraction négligeable de Poissons : la plupart d'entre eux se trouvent le long des côtes et dans les régions de remontée. Le chiffre de 241 millions de tonnes n'est, bien sûr, qu'une approximation (Schaeffer l'évalue, de son côté, à 200 millions). Une large part d'incertitude demeure; elle est due aux estimations de l'efficacité et à celles des surfaces à productivité haute, moyenne et basse.

▼ ***Tableau donnant les estimations de Ryther (1969) en ce qui concerne la production totale de Poissons dans les trois « provinces » océaniques.***

Province	Productivité 1re totale tonnes de C/an	Niveaux trophiques	Efficacité écologique	productivité piscicole (tonnes de mat. fraîche/an)
Large	16,3 milliards	5	10 %	1,6 million
Côtière	3,6 milliards	3	15 %	120 millions
Upwelling	0,1 milliard	1,5	20 %	120 millions
	20 milliards de tonnes			241 millions de tonnes

Comparons ces données avec le produit des pêches. Les statistiques de la F.A.O. donnent les chiffres suivants (en milliers de tonnes de matière fraîche) pour les pêcheries maritimes :

	1964	1967	1969
Poissons	40 540	43 700	48 600
Crustacés	1 130	1 360	1 490
Mollusques	2 610	3 090	3 170
	44 280	48 150	53 260



M. Minnella

▲ ***Une scène de la pêche au thon.***

Les Poissons de haute mer représentent à peine 7 % de ce total, et les Invertébrés, pourtant les plus nombreux, 15 %. En ce qui concerne les prises de Poissons, les pays les plus producteurs étaient en 1969 : le Pérou (9 233 000 t), le Japon (8 623 000 t), l'U.R.S.S. (6 500 000 t), la Chine (5 800 000 t), les États-Unis (2 638 000 t).

Les prises des pêcheries représenteraient donc à peine le quart de la production totale. Il semble que l'on soit loin de la saturation, et l'on pourrait penser qu'il est encore possible de développer cette industrie (d'autant que le produit des pêches représente seulement 1 % de l'alimentation humaine). En fait, la production totale n'est pas équivalente au potentiel de pêche : les prédateurs prennent leur part et, par ailleurs, il est nécessaire de laisser dans l'eau un certain nombre de Poissons afin que le banc puisse se régénérer.

Prenons un exemple. Nous venons de voir que le Pérou est le plus grand producteur mondial de Poissons. Il s'agit, en grande partie, de l'anchois péruvien *Engraulis ringens,* qui pullule. Cette pêcherie se trouve dans l'aire d'upwelling provoquée par le courant de Humboldt. Sa surface est restreinte (60 000 km²). En plus des 10 millions de tonnes pêchées annuellement, Ryther estime que les Oiseaux à guano (cormoran de Bougainville) consomment 4 millions de tonnes d'anchois et que les thons, calmars, dauphins, etc., utilisent à peu près la même quantité pour leur nourriture. Si l'on estime qu'il faut laisser environ 2 millions de tonnes de Poissons pour maintenir la productivité, on peut évaluer la productivité de ces eaux à environ 20 millions de tonnes. Les estimations théoriques donnent le même chiffre. Les pêches actuelles représentent donc un maximum. La production de guano a d'ailleurs tendance à baisser depuis quelques années; cette diminution, sans doute due à une baisse des effectifs d'Oiseaux, est peut-être le signe prémonitoire d'un début d'épuisement des stocks d'anchois (Ramade, 1974).

Si les facteurs que nous venons d'évoquer sont pris en considération, on peut estimer que le potentiel de Poissons utilisables chaque année par l'homme est d'environ 100 millions de tonnes, soit à peine le double des prises actuelles. Or, la production des pêcheries s'accroît régulièrement chaque année d'environ 8 %. Il est donc clair que, sauf erreur d'estimation, cette augmentation ne pourra pas durer très longtemps. La plupart des pêcheries sont d'ailleurs incapables de contribuer dès maintenant à une expansion de la production. Nombreuses sont celles qui sont surexploitées *(overfishing)*. D'après Holt, sur 30 espèces considérées en 1949 comme sous-exploitées par les experts, plus de la moitié présentait des signes d'épuisement des stocks en 1969; c'est le cas du hareng dans l'Atlantique Nord.

On doit donc s'attacher à exploiter des espèces non utilisées jusqu'à maintenant et à développer de nouvelles surfaces de pêches. Les 3/4 des prises mondiales sont actuellement, par importance décroissante : les Clupéidés (harengs, sardines, anchois); les Gadidés (morues, lieus, merlus...); les saumons; les Poissons plats (soles, plies...); les maquereaux et le thon. Si l'on excepte les Clupéidés, la plupart des espèces consommées se situent à l'extrémité de longues chaines alimentaires, ce qui constitue une énorme perte de protéines.

Il a été ainsi proposé (Duvigneaud, 1974) : d'exploiter les espèces non utilisées actuellement (sur plus de 7 000 espèces pélagiques, on exploite seulement le thon); d'utiliser certains êtres planctoniques, comme ceux formant le krill de l'Antarctique; de rendre plus productives les zones côtières en y déversant des engrais azotés et phosphorés; de faire de l'élevage dans des enclos (ce qui est actuellement pratiqué en Extrême-Orient pour le mulet).



J. Muench

▲ *Les eaux douces peuvent être classées en deux grandes catégories : les* **eaux courantes** *(rivières, torrents) et les* **eaux stagnantes** *(lacs, étangs, mares, etc.). Ici, un lac (Mary Lake) entouré de forêts de Conifères dans le « Yoho National Park », en Colombie Britannique (Canada).*

Les milieux d'eau douce

Les eaux douces peuvent être classées en deux grandes catégories : les **eaux stagnantes** (lacs, étangs, mares), et les **eaux courantes** (rivières, torrents). Cette distinction n'exclut pas l'existence de stades intermédiaires : ainsi un torrent, zone d'eau courante, peut-il présenter en profondeur des cuvettes où règne un calme relatif des eaux.

Le peuplement et le fonctionnement des écosystèmes de ces milieux aquatiques présentent des particularités propres aux milieux d'eau douce. De même, ces milieux réunissent des propriétés physiques et chimiques semblables à celles des milieux marins mais se singularisent par certains caractères que nous allons étudier.

Rôle de certains caractères spécifiques aux milieux d'eau douce

Alors que la surface recouverte par les eaux marines représente 70 % du globe terrestre, les milieux d'eau douce, eux, n'occupent au contraire que des zones très réduites. De même, leur profondeur reste insignifiante par rapport à celle des fosses abyssales des océans.

Le *volume réduit,* premier caractère original des milieux d'eau douce, n'entraîne pas une limitation proportionnelle de la biomasse des êtres vivants, car la mer ne constitue par un élément naturel aussi favorable à la vie que les milieux aquatiques d'eau douce.

En outre la multitude des points d'eau répartis sur toute la surface du globe entraîne un deuxième trait original : les *biotopes sont isolés* les uns des autres. Cet isolement géographique empêche les organismes vivants d'une espèce déterminée de se propager partout et favorise ainsi l'isolement génétique, responsable de l'origine de nouvelles espèces.

Parmi les facteurs physico-chimiques agissant sur les êtres vivants et sur le fonctionnement des écosystèmes, la lumière, la température et certaines substances dissoutes sont les plus importants.

Pour la *lumière,* aux phénomènes physiques de réflexion, diffusion et absorption qui diminuent l'intensité lumineuse et modifient la composition spectrale, s'ajoute la présence de particules en suspension qui provoquent la turbidité de l'eau et en modifient la transparence, entraînant une diminution notable de la productivité des organismes chlorophylliens. Ainsi, dans les grandes rivières où le plancton crée un coefficient d'atténuation de 0,5 %, la perte de lumière est négligeable, mais, dans certains torrents de l'Himalaya où l'eau contient plus de 4 % de particules en suspension, l'eau devient très trouble et cette obscurité relative entraîne des adaptations fonctionnelles particulières. Dans ce cas on trouve certaines espèces de Poissons dont les yeux, très petits, ne sont plus fonctionnels, mais sont des organes tactiles nouveaux qui assurent la recherche de la proie. Au-delà d'une certaine quantité d'éléments en suspension, la vie n'est d'ailleurs plus possible.

Dans les milieux aquatiques, les variations de *température* sont atténuées par rapport aux variations atmosphériques. Ces dernières, dues au rayonnement solaire, ne concernent qu'une faible épaisseur de liquide dans les eaux dormantes peu profondes, mais, généralement, l'action des vents et des courants crée un brassage thermique qui atténue ses variations. Cependant, dans les lacs et les étangs suffisamment profonds, il s'établit une stratification thermique très caractéristique due au fait que la densité de l'eau est maximale à la température de 4 °C. Les eaux dont la température est inférieure ou supérieure à 4 °C ont donc tendance à monter. Alors, tout au moins dans les lacs tempérés, la température de l'eau présente au cours de l'année un cycle régulier.

En été, l'eau se répartit généralement en trois zones : la première, superficielle, appelée *épilimnion,* présente



M. Pedone

▲ *Toute cuvette naturelle ou artificielle, contenant de l'eau et ayant une vie propre, est un* **lac.**

une température supérieure à 4 °C qui décroît avec la profondeur; la deuxième, zone de transition, réduite à quelques mètres, se nomme *thermocline;* enfin, l'*hypolimnion,* dont la température reste très faible et constante, correspond à la zone la plus profonde.

En automne, la baisse de la température entraîne les eaux superficielles vers le fond, et il se produit un brassage général qui conduit à une égalisation des températures. Puis le cycle recommence : la stratification thermique de l'été fait suite à l'uniformisation constatée en hiver. Ces mouvements d'eau sont écologiquement importants : on sait, en effet, que les eaux superficielles sont bien oxygénées et que les eaux profondes, elles, sont très minéralisées. Grâce au brassage des deux zones, l'ensemble bénéficie d'un renouvellement favorable à la vie des organismes.

Les *substances dissoutes* sont importantes et parmi elles les gaz dissous, dont l'*oxygène* est certainement le plus important car il règle l'activité animale tout entière. La teneur en oxygène de l'eau est faible, comparée à celle de l'air, et elle est très dépendante de la température.

Les organismes sont, selon les espèces, plus ou moins exigeants vis-à-vis de l'oxygène dissous; ainsi, c'est seulement dans les lacs subalpins profonds (Léman, Bourget), riches en oxygène, qu'on trouve des Salmonidés comme l'omble-chevalier, Poissons ayant de grands besoins en oxygène. Cependant, certains animaux aquatiques résistent à cette faible teneur en oxygène par des adaptations particulières : ainsi, les Vers *Tubifex* (Oligochètes), les larves chironomes (Diptères) possèdent des substances voisines de l'hémoglobine qui ont une grande affinité pour l'oxygène. Beaucoup d'Invertébrés aquatiques (dytiques, nèpes, corises) doivent, eux, venir prendre des réserves d'air à la surface de l'eau par des processus variés.

Le *gaz carbonique,* très soluble dans l'eau, a une concentration dans les eaux douces à 20 °C de 0,56 %, assez nettement supérieure à sa concentration dans l'atmosphère (0,033 %). En outre, il se combine facilement avec des sels de métaux alcalins et alcalino-terreux pour former des carbonates et des bicarbonates qui constituent alors une réserve de gaz carbonique facilement mobilisable. Il joue un rôle considérable au niveau des processus photosynthétiques des végétaux chlorophylliens. La consommation du gaz carbonique par la photosynthèse rend l'eau plus acide et provoque la précipitation du carbonate. C'est là l'origine des concrétions calcaires qui recouvrent certains végétaux *(Chara).*

Les eaux douces se caractérisent enfin par leur concentration en sels dissous, concentration variable pouvant atteindre 0,5 g/l, mais toujours très inférieure aux 35 g/l de l'eau de mer. Néanmoins, même avec cette faible concentration, tous les éléments biogènes existent dans les eaux douces. Parmi eux, les nitrates et les phosphates, nécessaires à la croissance des végétaux, sont, souvent, des facteurs limitants.

Les eaux stagnantes

Les eaux stagnantes, appelées parfois dormantes, sont constituées par les lacs, les étangs, les mares et les flaques. Ces catégories correspondent à des appréciations courantes et sont généralement mal définies : on peut cependant en préciser le sens.

Toute cuvette, naturelle ou artificielle, contenant de l'eau et ayant une vie propre, est un *lac*. Les *étangs* sont des lacs artificiels, d'au moins un mètre de profondeur, dont la formation dépend directement de l'homme, qui les assèche et les utilise. (Les étangs sont généralement moins profonds que les lacs, et sont envahis par une végétation qui ne reste pas localisée aux seuls bords comme dans les lacs.) Les *mares* sont de petits étangs dont la profondeur peut atteindre 60 cm à 1 m. La température y est variable, en relation avec la chaleur solaire qui produit une petite stratification thermique. Les *flaques* n'atteignent pas 20 cm de profondeur. La température de l'eau est ici directement liée à l'action du soleil, lequel ne produit pas, cette fois, de stratification thermique. Au cours de l'année, les mares et les flaques peuvent s'assécher naturellement. Ce caractère temporaire en fait des habitats très particuliers.

Classification des lacs

On définit généralement trois catégories de lacs.

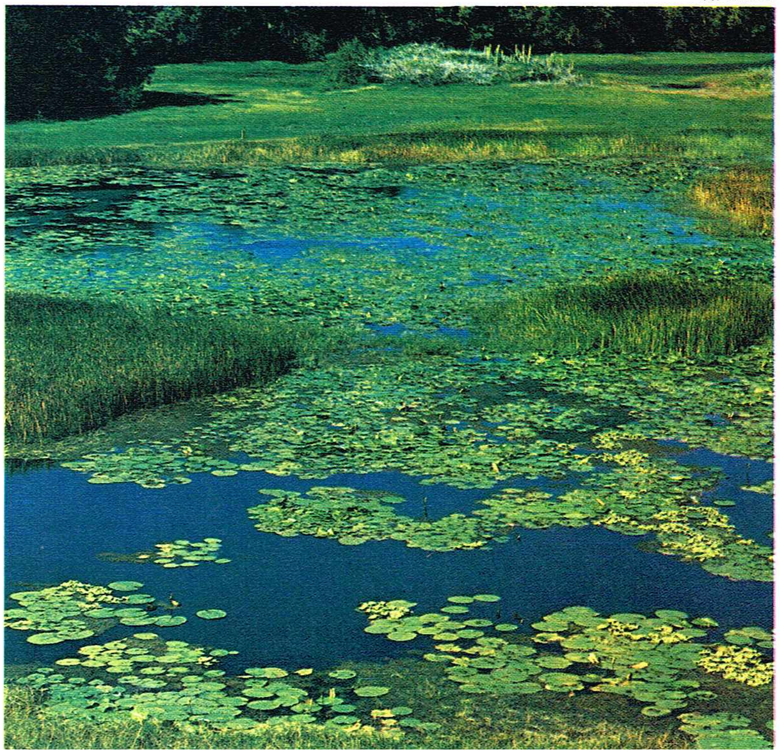
— *Les lacs oligotrophes* (« qui nourrissent peu »)

▼ *Les plantes aquatiques, libres ou fixées, abondent à la surface des eaux douces, constituant même, dans les étangs, de véritables îles vertes. A gauche, des touffes de Cypéracées; à droite, la zone à nénuphars.*

G. Mazza



N. Cirani



sont des lacs profonds. Leurs eaux limpides sont pauvres en azote et en phosphore minéraux, mais, par contre, riches en oxygène dans leur zone profonde. Des Salmonidés de fond, comme l'omble-chevalier et les corégones, affectionnent leurs eaux, riches en oxygène. La ceinture végétale de ces lacs est réduite ; la décomposition des cadavres, animaux et végétaux, est lente, le plancton rare. On considérait encore, il y a quelques années, le lac Léman et celui du Bourget comme des lacs oligotrophes. Mais les lacs s'enrichissent naturellement en matières organiques et minérales et tendent vers l'eutrophisation, phénomène accéléré artificiellement par les apports résiduels urbains.

— *Les lacs eutrophes* (« qui nourrissent bien ») sont relativement peu profonds. Leurs eaux, peu transparentes, colorées de nuances allant du vert au brun, contiennent beaucoup d'éléments nutritifs. La teneur en oxygène peut être élevée dans les eaux superficielles mais elle décroît vite avec la profondeur ; en effet, dans le fond de ces eaux, la température est plus élevée que dans les lacs oligotrophes et, surtout, l'abondance des organismes vivants cause une grande consommation d'oxygène. Ces lacs peu profonds, à bords plats, favorisent une colonisation végétale importante. Les lacs de Nantua et de Chambon appartiennent à cette catégorie.

— *Les lacs dystrophes* (« qui nourrissent mal ») se distinguent des deux précédents par l'abondance d'acides humiques, responsables de la coloration brune de ces eaux. Ces lacs, peu profonds, contiennent des eaux légèrement acides qui favorisent le développement des tourbières. Le lac de Gérardmer dans les Vosges est dystrophe.

Le peuplement des lacs

Les fonds lacustres présentent une répartition spatiale des organismes vivants, végétaux et animaux, qui s'étage sur deux niveaux : une *zone littorale* et une *zone profonde*. Les organismes de ces fonds peuvent être inféodés à un substrat, de la zone littorale ou profonde *(le benthos)*, ou au contraire répartis au large, dans les eaux superficielles, menant une vie nageante ou flottante *(le plancton)*.

— *La zone littorale*. La première ceinture, déterminée par la profondeur à laquelle descend la lumière, correspond à la zone littorale. Ses eaux, fortement oxygénées, constituent un lieu de prédilection pour les Poissons, qui trouvent, à l'abri des végétaux, des conditions favorables à leur reproduction. Les végétaux supérieurs sont abondants, et se répartissent au bord des étangs selon des zones plus ou moins régulières.

La composition et la répartition des associations végétales varient selon la profondeur, la nature du substrat, et la composition chimique de l'eau. Lorsque les conditions sont favorables, on remarque une succession régulière des végétaux supérieurs :

La *zone à nénuphars*, associée à des Characées pouvant descendre à 4 et 5 m de profondeur. Dans le cortège floristique, on rencontre les espèces suivantes : le nénuphar jaune *(Nuphar luteum)*, le nénuphar blanc *(Nymphea alba)*, la renouée aquatique *(Polygonum amphibium)*, la châtaine d'eau *(Trapa natans)*, le myriophylle en épi *(Myriophyllum spicatum)*, un potamot *(Potamogeton natans)*.

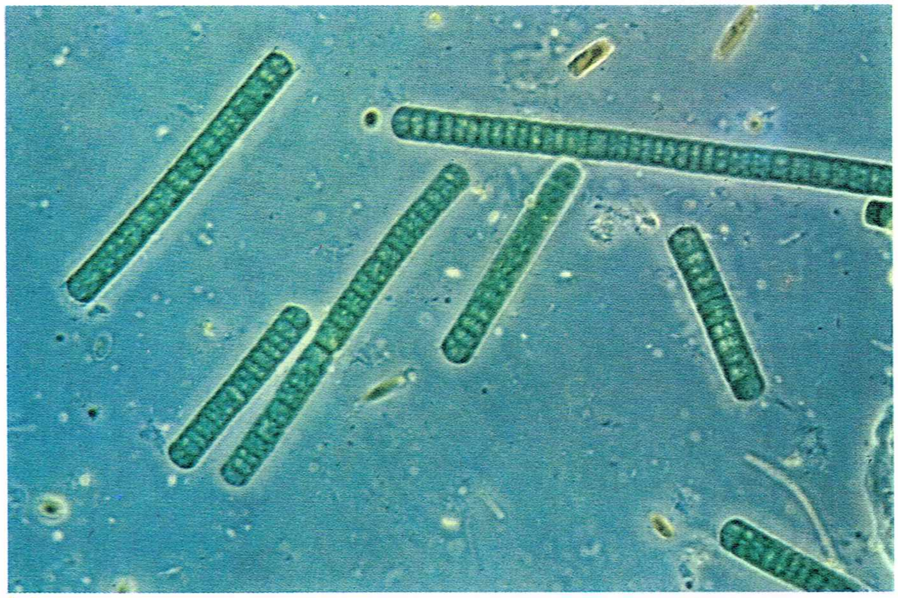
La *zone à « joncs » (Scirpus lacustris)* suivie de celle des roseaux *(Phragmites)* ne descend guère au-dessous de 1,50 m.

La *cariçaie* est constituée d'une ceinture de touradons de *Carex*.

Avant d'atteindre les premiers arbres de la *saussaie* (divers saules) riveraine, on peut rencontrer, sur les rives plates, de petits scirpes *(Scirpus palustris)*, la glycérie aquatique *(Glyceria aquatica)* ainsi que quelques touffes de molinie *(Molinia coerulea)*.

Ce sont les lacs eutrophes qui présentent la végétation la plus abondante, les lacs oligotrophes abritant une végétation littorale beaucoup plus réduite *(Littorella, Isoetes, Nitella)*. Les Algues, accompagnant ces végétaux supérieurs, se présentent sous forme de longs filaments verts, enchevêtrés (Chlorophycées : *Cladophora, Spirogyra*) ou bien sous forme microscopique (Diatomées, Cyanophycées).

La faune de cette zone littorale présente, en particulier dans les lacs eutrophes, une très forte densité. Elle est variée et riche : Mollusques, larves d'Insectes, Annélides,



G. S. Giacomelli

▲ ***Les Algues microscopiques du phytoplancton donnent aux eaux leurs différentes couleurs ; ainsi les eaux bleues sont le fait des Cyanophycées ; ici, des* Oscillatoria *(× 170 × 3).***

Nématodes, Crustacés. De plus, la zone à potamots héberge une faune piscicole très diversifiée : carpes, tanches, gardons, rotengles...

— *La zone profonde*. Elle correspond à la portion du lac pauvre en lumière. Elle n'existe que dans les grands lacs : lac Léman, lac Tanganyika, lac Baïkal... Dans cette zone, les Bactéries, ainsi que les espèces fouisseuses, Annélides, larves d'Insectes, Chironomides, qui assurent la décomposition et la minéralisation de la matière organique, sont très abondantes. Les végétaux chlorophylliens ont pratiquement disparu de ces fonds obscurs. A leur place, évoluent des Crustacés aveugles, adaptés à ces conditions de vie difficiles, comme *Niphargus puteamus* et *Asellus foreli*.

— *La zone du plancton*. Le domaine du plancton s'étend sur toute la partie superficielle du lac : zone pélagique et littorale. Il renferme beaucoup moins d'espèces que le milieu marin mais n'en demeure pas moins très important, car, nous le verrons, il constitue une bonne part des producteurs.

Le phytoplancton, ou plancton végétal, est représenté par les Algues vertes *(Closterium, Cosmarium, Scenedesmus)*, des Algues bleues *(Oscillatoria)*, des Dinophycées *(Peridinium, Ceratium)*, et surtout des Diatomées.

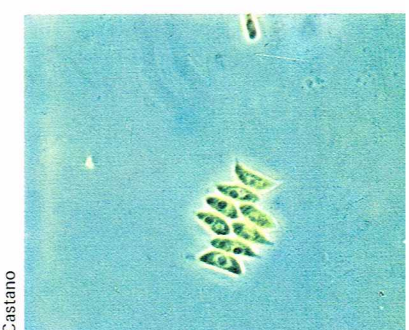
La faune planctonique comprend quelques Protozoaires avec des Infusoires Spirotriches mais ce sont surtout les Rotifères et les Crustacés (Copépodes et Ostracodes) qui constituent l'essentiel du zooplancton. Tous ces organismes, qu'ils appartiennent à la flore ou à la faune, ne mesurent souvent que quelques fractions de millimètre. Translucides et transparents, ils assurent le filtrage de l'eau. Ils constituent parfois des concentrations importantes : des myriades d'animaux et de végétaux minuscules sont présents dans la zone superficielle des lacs. Ils descendent pendant la journée et montent en surface pendant la nuit, comme s'ils recherchaient une luminosité réduite. De plus, on remarque des différences de comportement entre espèces, mais aussi entre individus d'une même espèce. Cette distinction spécifique entraîne l'existence, dans un même lieu, d'une répartition du plancton en strates horizontales, qui permet à chacun de trouver sa place.

Les réseaux trophiques de l'écosystème lacustre

En milieu aquatique, les *producteurs* primaires sont surtout les Algues planctoniques servant de nourriture aux petits Crustacés (gammares, daphnies), aux alevins et à quelques Poissons adultes (gardons). Mais la tige et les feuilles des végétaux supérieurs sont parfois broutées par des Gastéropodes, comme la limnée, la planorbe, ou des Poissons réellement herbivores (brêmes, gardons). Ces herbivores forment la catégorie des *consommateurs de premier ordre*.

Les *consommateurs de deuxième ordre* se nourrissent des consommateurs de premier ordre. Ce sont les carnassiers, comme les Insectes et leurs larves, et certains Poissons : carpes, poissons-chats, perches. Certains

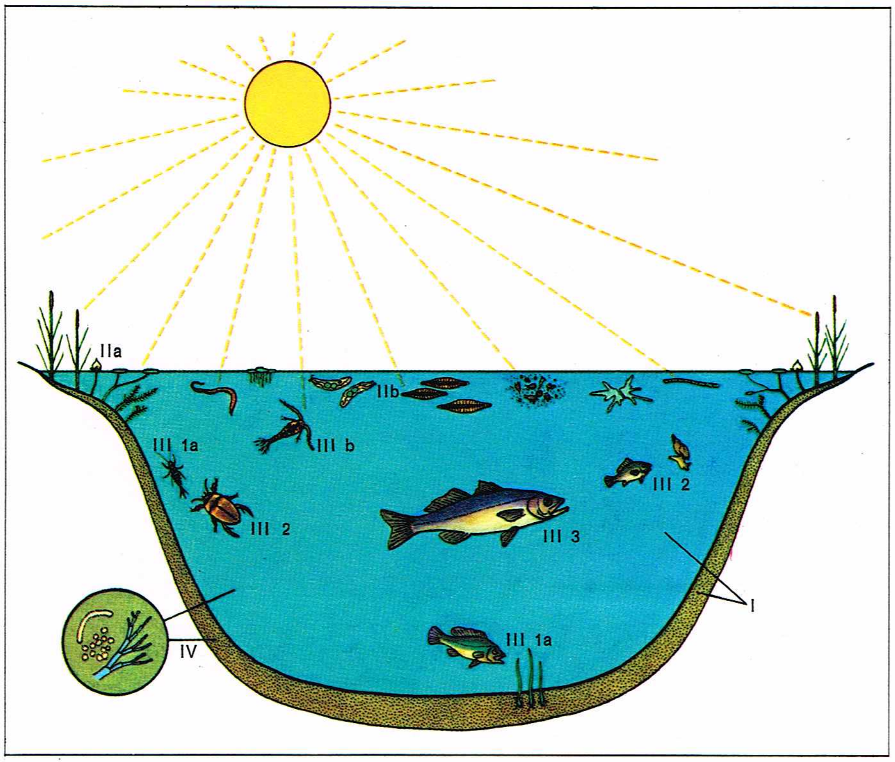
▼ ***En haut, des Algues vertes :* Scenedesmus *(× 210 × 2,2) ; en bas, une Diatomée :* Cymbella lanceolata *(× 430).***



P. Castano



G. S. Giacomelli



I.G.D.A.

carnivores, tels le brochet, le martin-pêcheur, la loutre, peuvent consommer ces carnassiers. On les appelle parfois des *consommateurs de troisième ordre.*

La mort des producteurs et des consommateurs fournit des débris de toute sorte qui servent de nourriture aux *saprophages* ou *décomposeurs.* Une partie de cette matière organique est utilisée comme source d'alimentation des omnivores (carpes), le reste est décomposé en substances minérales (carbonates, nitrates, phosphates...), sous l'influence d'agents de la fermentation comme les Bactéries.

Des déséquilibres apparaissent en milieu aquatique d'eau douce stagnante, notamment par une exagération de la production végétale : c'est le cas initialement lors du processus d'eutrophisation ou lorsque certaines espèces prolifèrent activement de façon saisonnière : c'est le cas des « fleurs d'eau ». Ainsi, au printemps ou à l'automne, il n'est pas rare de voir apparaître dans les étangs ou les lacs plus ou moins eutrophes des taches épaisses vert rougeâtre à la surface de l'eau, composées d'un enchevêtrement d'Algues et de plancton. Ces « fleurs d'eau », apparues brusquement, se maintiennent quelques semaines, puis disparaissent aussi vite qu'elles étaient venues. Ce phénomène peut s'expliquer de la façon suivante : à la suite de conditions biologiques favorables, certaines Algues se développent rapidement, éliminant par leurs excrétions la plupart des autres espèces concurrentes. Puis, leur croissance tend à se ralentir car elle provoque un surpeuplement qui conduit à l'accumulation de leurs produits d'excrétion, produits qui les intoxiquent elles-mêmes. Les Algues, dont les cellules se vacuolisent et se remplissent de lipides, montent alors à la surface pour former ces fleurs d'eau. Leur décomposition par les Bactéries se produit en quelques jours, surtout l'été. Cette décomposition des cellules végétales entraîne l'émission de substances toxiques qui dégradent certains végétaux, et parfois même des animaux. De nombreuses intoxications ont été signalées chez des animaux qui ingéraient des « fleurs d'eau » à Algues bleues.

▼ *Tableau estimatif des rendements de la pêche dans quelques écosystèmes d'eau douce (d'après Odum et Odum, 1959).*

Rendement de la pêche dans quelques écosystèmes d'eau douce	
Écosystèmes et niveaux trophiques	**Poissons capturés (en kg/ha/an)**
1. Plans d'eau sans apports d'engrais.	
a) Herbivores et carnivores réunis :	
Grands lacs américains	0,9 à 8
Lacs africains	1,5 à 247
Petits lacs américains	2,0 à 178
b) Carnivores :	
Petits étangs de pêche américains	44 à 165
c) Herbivores :	
Étangs à carpes d'Allemagne	110 à 383
2. Plans d'eau avec apports d'engrais.	
a) Carnivores :	
Petits étangs de pêche américains	220 à 550
b) Herbivores :	
Étangs saumâtres des Philippines	495 à 990
Étangs à carpes d'Allemagne	980 à 1 540
3. Plans d'eau avec apports d'engrais et de nourriture.	
a) Carnivores :	
Petits étangs américains de 1/2 ha	2 409
b) Herbivores :	
Hong Kong	2 200 à 4 400
Chine du sud	1 100 à 14 850
Malaga	3 850

Productivité des eaux stagnantes

La *productivité primaire* est due surtout au plancton végétal. On utilise son pouvoir de photosynthèse pour évaluer sa productivité par la méthode Steemann-Nielsen. Cette méthode consiste à mesurer l'assimilation par le plancton du carbone radioactif fourni sous forme de bicarbonate. On opère dans des flacons de plancton immergés à différentes profondeurs, généralement de mètre en mètre. Les résultats fournis concernent la quantité de carbone, en milligrammes, assimilée en un jour, dans une colonne d'eau de 1 m^2 de section horizontale. On connaît ainsi la productivité primaire de quelques écosystèmes d'eau douce (Odum et Odum, 1959). Celle-ci est très variable et dépend :

— *Du type de lac auquel on s'adresse :* lac eutrophe peu profond (Japon), 2,1 g/m^2/jour en moyenne annuelle ; lac de type dystrophe (Cedar Bog, Minnesota), 0,3 g/m^2/jour en moyenne annuelle.

— *De la saison :* lac Érié, en hiver, 1 g/m^2/jour (moyenne inférieure à celle de l'année) ; en été, 9 g/m^2/jour.

— *De l'intervention humaine :* cultures d'Algues avec addition de gaz carbonique, 43 g/m^2/jour.

Selon les mêmes auteurs, la productivité primaire des lacs peu profonds varie de 3 à 10 g/m^2/jour. Elle vient immédiatement après la productivité des récifs coralliens, laquelle dépasse 10 g et peut, dans certains cas, atteindre 20 g/m^2/jour, et est très supérieure à celle des hautes mers qui présentent une productivité très faible, n'atteignant qu'exceptionnellement 0,5 g/m^2. Dans les écosystèmes aquatiques, une bonne productivité nécessite des conditions de vie particulières, indispensables à la croissance du phytoplancton avec en particulier une couche d'eau transparente assez peu profonde pour que le réchauffement soit possible et le rayonnement solaire suffisant.

Les données concernant la *productivité secondaire* sont souvent des estimations établies à partir de renseignements concernant la productivité piscicole. L'homme représente en effet un nouveau maillon du réseau trophique, et c'est avec un grand intérêt qu'il s'intéresse au résultat de ces pêches, résultat qui ne représente en fait qu'une partie de la productivité totale d'un milieu aquatique. Au niveau mondial, on avance pour 1970 le chiffre de 7 millions de tonnes de Poissons pêchés en eau douce.

Les chiffres rassemblés par Odum et Odum (1959) indiquent, comme on pouvait s'y attendre, un rendement meilleur en Poissons herbivores de type carpe que pour les Poissons carnivores. La croissance de la carpe est si importante qu'à partir d'alevins, on peut obtenir en deux étés, de façon naturelle, des individus atteignant 1 kg. On comprend pourquoi les pisciculteurs s'intéressent particulièrement à ce Poisson !

Pourtant, dans les pièces d'eau recherchées par les pêcheurs, tant d'un point de vue « sportif » que dans un meilleur usage des possibilités nutritives de l'étang,

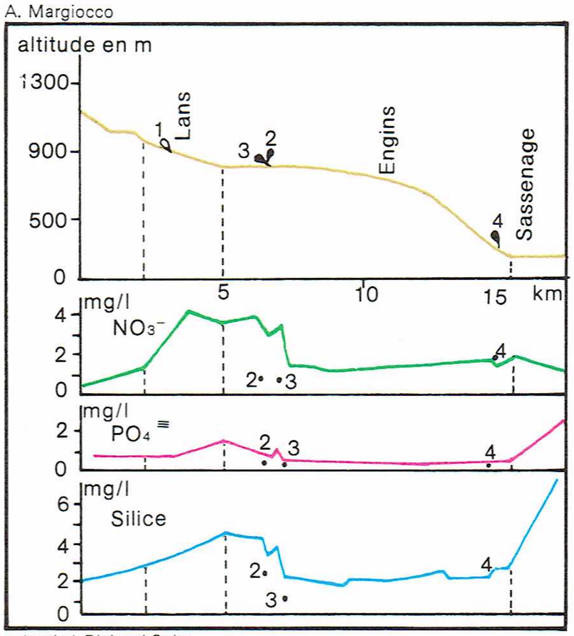


J. Six



A. Margiocco

▲ ***Pour un meilleur usage des possibilités nutritives d'un étang, il est recommandé de joindre aux herbivores ou omnivores des carnivores comme la perche (en haut) et le brochet (en bas).***



redessiné Richard Colin

◀ ***Représentation graphique du profil longitudinal et de la teneur en nitrates, phosphates et silice des eaux du Furon; les chiffres 1, 2, 3 et 4 correspondent à des affluents (d'après Serra Tosio, H. Decamps, la Vie dans les cours d'eau, Que sais-je? P.U.F.).***

◀ ***Page ci-contre, en haut, représentation schématique d'un écosystème douce d'eau (ici, un étang) montrant les unités fondamentales : I, substances abiotiques (composés organiques et inorganiques); II a, producteurs (plantes fixées); II b, producteurs (phytoplancton); III 1 a, consommateurs primaires (phytophages) du fond; III 1 b, consommateurs primaires du zooplancton; III 2, consommateurs secondaires (carnivores); III 3, consommateurs tertiaires (carnivores secondaires); IV, réducteurs (Bactéries et Champignons de la décomposition).***

il est recommandé de joindre aux herbivores ou omnivores des carnivores comme la perche, le brochet, le black-bass.

Les eaux courantes

Caractères écologiques des eaux courantes

Par comparaison avec les eaux stagnantes, ce milieu réunit des conditions particulières : l'existence d'un courant, la variété des substances dissoutes et de la nature du fond.

— *Le courant* est certainement, par son action mécanique et ses conséquences sur les facteurs physico-chimiques, le facteur le plus déterminant dans les conditions écologiques des eaux courantes. La vitesse du courant est très variable. Au sein d'un même cours d'eau, et *a fortiori* d'un cours à un autre, de nombreux facteurs la modifient : la largeur et la profondeur du lit, les irrégularités du fond, la pente de la surface. La vitesse diminue sur les rives et le fond ainsi que sur les parois lisses où les couches, liquides, glissent parallèlement entre elles sans se mélanger et constituent un écoulement de type laminaire. Par contre, en contact avec un substrat plus grossier, l'écoulement devient turbulent et il y a alors mélange des différents constituants dissous, ou en suspension dans l'eau.

— Pour *la nature du fond,* deux facteurs interviennent sur le déplacement des éléments qui constituent le lit d'un cours d'eau : la taille de ces éléments et la vitesse du courant. Selon cette vitesse, les grosses pierres seront peu ou pas charriées, tandis que les matériaux plus fins seront, ou bien transportés en suspension dans l'eau, ou bien décantés. Ces particules minérales ou organiques rendront le fond du lit successivement graveleux, sableux et enfin vaseux.

— En ce qui concerne la *température,* à cause de leur faible profondeur, les cours d'eau ne possèdent pas de stratifications thermiques comparables à celles des lacs. Par contre, au fur et à mesure que l'on s'éloigne de la source d'un cours d'eau, on observe des zones de fluctuations thermiques : les amplitudes journalières et annuelles augmentent.

— Les variations de *substances dissoutes,* ou *en suspension,* sont d'autant plus grandes que le cours d'eau est long et que la nature des roches mères traversées est diversifiée. L'influence de l'environnement sur la nature chimique des eaux a été étudiée par Serra Tosio (*in* Decamps, 1971) sur une rivière du Vercors, le Furon. A partir des graphiques présentés, on note tantôt une augmentation, tantôt une diminution simultanée, très significative, des ions NO_3^-, PO_4^{--} et de la silice. L'augmentation de ces substances a lieu lorsque le Furon traverse les prairies (décomposition végétale et pollution animale) ou lorsque la rivière est soumise à la pollution humaine. La diminution se présente lors de la traversée de la rivière dans les forêts. L'eau, apportée par les affluents non pollués, accentue, par un phénomène de dilution, la chute de concentration des substances étudiées.

Les cours d'eau, par suite d'un brassage important de leurs eaux et surtout de leur renouvellement, sont généralement bien pourvus en *oxygène.* Malheureusement, l'apport de nouvelles eaux ne permet pas toujours un renouvellement de l'oxygène; l'apport est souvent réduit à néant par le déversement de matières organiques diverses qui provoquent une pullulation de Bactéries et diminuent ainsi le taux en oxygène.

Les communautés

De la grande variation des facteurs écologiques des eaux courantes résulte une grande diversité des communautés qui y vivent. Ces variations dépendent de la nature du substrat et de la vitesse du courant; les communautés changent selon les différents secteurs des cours d'eau : les sources, les eaux torrentielles, et les cours lents ou rapides des fleuves et des rivières.

— *Les sources,* à température constante et généralement faible, sont le site de nombreuses Mousses et Algues, mais n'abritent que quelques végétaux supérieurs. Dans les sources d'eau calcaire on rencontre des Mousses comme *Cratoneuron commutatum, Philonotis calcarea* qui forment des coussinets vert jaunâtre, incrustés de calcaire. Dans leur voisinage immédiat, croissent des tapis de dorines *(Chrysosplenium),* ou des cardamines. Parmi les Algues, il n'est pas rare de trouver dans les eaux fraîches acides la très caractéristique Algue rouge *Batrachospermum,* dont les pigments rouges sont masqués par la chlorophylle et la phycocyanine, pigments responsables de la couleur vert glauque de l'Algue. Sur les pierres, se développent des Algues encroûtantes *(Hildenbrandia, Lithoderma)* qui colorent les pierres en rouge verdâtre. Les animaux de ces milieux sont représentés par des Protozoaires, des Rotifères, des Mollusques, des larves de phryganes et des Chironomides.

Un cas particulier est constitué par les sources chaudes où l'activité métabolique des organismes reste normale en dépit de températures très élevées. Ainsi, on cite le cas de certaines Algues bleues, *Oscillaria* et *Phormidium,* qui vivent dans des eaux à 85 °C. On a même trouvé des Bactéries vivantes dans des eaux thermales à près de 90 °C.

— Les *torrents* n'hébergent que des formes fixées d'Algues et de Mousses; celles-ci sont accompagnées d'organismes animaux comme des Spongiaires et des Bryozoaires. Quelques plantes supérieures parviennent à s'installer lorsque le courant se calme : parmi les espèces

les plus résistantes, on peut citer le myriophylle, la renoncule flottante et la Mousse des fontaines, *Fontinalis antipyretica*. De petits organismes animaux (Protozoaires, Rotifères, Nématodes, Mollusques) vivent abrités dans des anfractuosités, ou rampent sur le fond. De façon générale, les animaux réagissent à la violence du courant par des adaptations particulières; quelques larves de perlides peuvent vivre et se glisser sous les pierres, grâce à leurs corps aplatis. Des dispositifs d'accrochage permettent à certains animaux de se fixer; c'est le cas des *Liponeura* qui possèdent sur leur face ventrale six ventouses; certaines larves de Trichoptères sécrètent des fourreaux protecteurs qu'elles alourdissent avec des cailloux. Parfois les animaux réagissent au courant, en s'orientant face à lui, et en progressant contre lui. Les Poissons des eaux torrentielles sont peu nombreux; ce sont de puissants nageurs comme la truite, le saumon. Les Poissons sont effilés comme l'anguille, ou aplatis dorsoventralement comme le chabot, ce qui leur permet de se plaquer contre le fond.

— Dans *les rivières et les fleuves*, lorsque la vitesse du courant diminue, les organismes vivants trouvent des conditions de vie plus favorables et sont plus nombreux. La faune s'enrichit d'espèces eurythermes plus nombreuses et le plancton apparaît, encore en nombre limité. Parmi les végétaux, on rencontre la renoncule flottante, l'élodée, le potamot flottant, la vallisnérie, la glycérie flottante, la sagittaire... Les organismes animaux sont très variés et se répartissent selon la nature des substrats. Les fonds sableux constituent un support instable, peu habité, où les Nématodes, Copépodes, Rotifères et l'esturgeon, par exemple, représentent les locataires les plus fréquemment rencontrés. La vase du fond est peuplée d'espèces fouisseuses : Lamellibranches *(Unio, Anodonte)*, Oligochètes *(Tubifex)* et larves d'éphémères. On retrouve dans les communautés de ces fonds vaseux la plupart des espèces vivant dans les lacs et les étangs, à la différence près qu'elles ont, dans les cours d'eau, un caractère temporaire dans un lieu donné. Le cours d'eau, en fonction de la pente ou de la largeur de son lit, héberge des Poissons d'espèces différentes, l'espèce dominante du lieu définit la zonation : zone à truite, zone à ombre, zone à barbeau et zone à brème (Huet, 1960). Ainsi, compte tenu de la largeur et de la pente de la rivière, on peut s'attendre à trouver tel ou tel Poisson.

Fonctionnement de l'écosystème

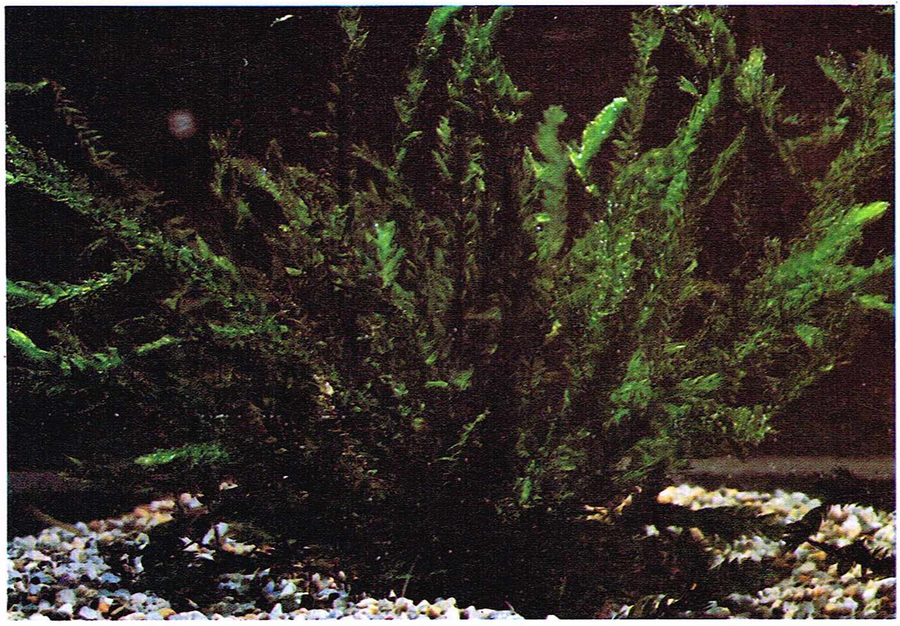
Au niveau des *producteurs primaires*, les cours d'eau ne sont pas caractérisés par l'abondance de la flore. Les végétaux supérieurs sont peu nombreux. Le plancton n'apparaît que dans les rivières à cours lent et demeure beaucoup moins dense que dans les lacs. Seul, un apport étranger à l'écosystème peut expliquer la présence des nombreux organismes animaux.

Plus encore que les lacs, les cours d'eau constituent des écosystèmes ouverts, très dépendants des systèmes voisins; en particulier, ils sont grandement soumis à l'influence de l'environnement terrestre. Les sources de la nourriture animale proviennent, non seulement des producteurs originaires du milieu, mais aussi des nombreux détritus venus de l'extérieur. Ces détritus peuvent flotter un certain temps, puis être entraînés en suspension, ou bien se déposer sur le fond et être décomposés par les micro-organismes. Les feuilles mortes tombées des arbres constituent le plus gros apport externe et contribuent principalement à la nourriture des Invertébrés herbivores pendant la mauvaise saison. Les consommateurs absorbent des organismes liés aux détritus : Bactéries, Champignons, Algues et Protozoaires. Parmi les *consommateurs*, les brouteurs sont représentés par des larves d'Insectes, des Gastéropodes, des Planaires, quelques Poissons. Comme dans les étangs, beaucoup d'espèces sont omnivores : les larves d'Insectes et les carpes. Ces dernières consomment indifféremment, selon la saison, des végétaux ou des animaux. Quelques Poissons sont des carnassiers stricts (brochet, sandre). Parmi les Vertébrés du rivage, certains s'alimentent au détriment de la faune aquatique; c'est le cas des Oiseaux suivants : hérons, martins-pêcheurs, mouettes.

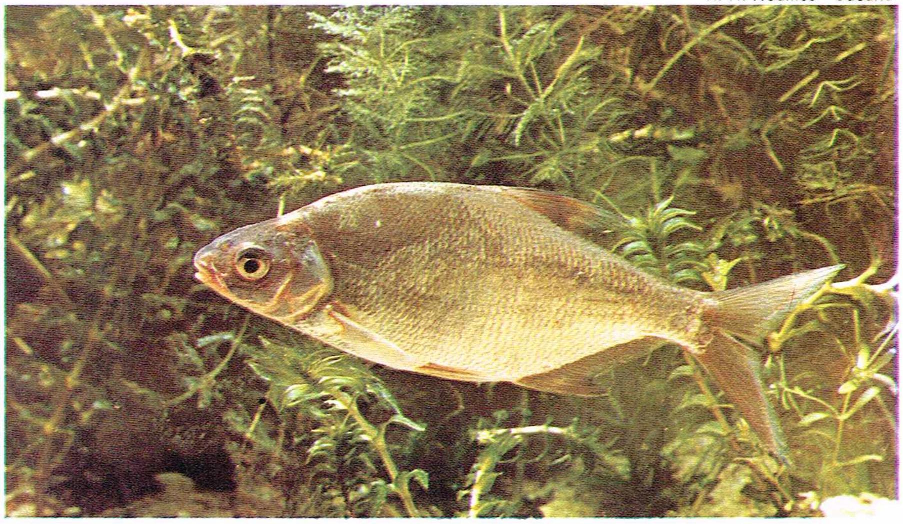
La *productivité primaire* des rivières correspond dans l'ensemble à de faibles taux : les valeurs moyennes s'échelonnent de 0,3 à 2 g/m²/jour. Dans certaines conditions, comme les « Silver Springs » de Floride, en zone subtropicale, la production atteint 7,5 g/m²/jour. Ces chiffres varient beaucoup avec les caractères physicochimiques des eaux : les rivières froides oligotrophes sont très peu productives; par contre, des eaux chaudes, qui traversent des terrains cultivés, ont des taux de productivité plus élevés.

▼ *Ci-dessous, en haut, la Mousse des fontaines,* **Fontinalis antipyretica,** *plante résistante au courant des torrents; en bas, l'espèce dominante du lieu définit la zonation du cours d'eau : ici,* **Abramis brema** *caractérise la zone à brème.*

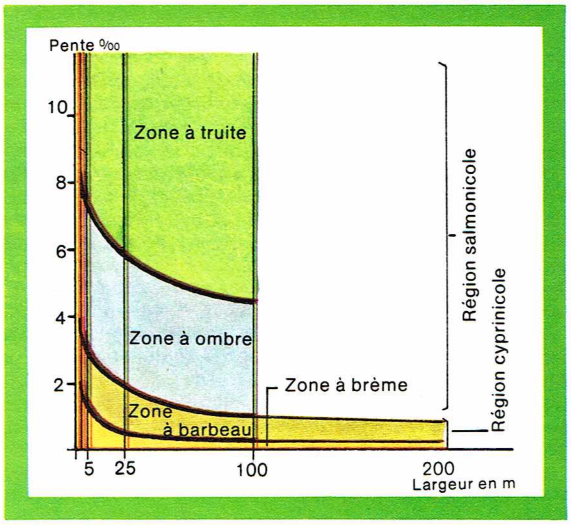
P. Castano

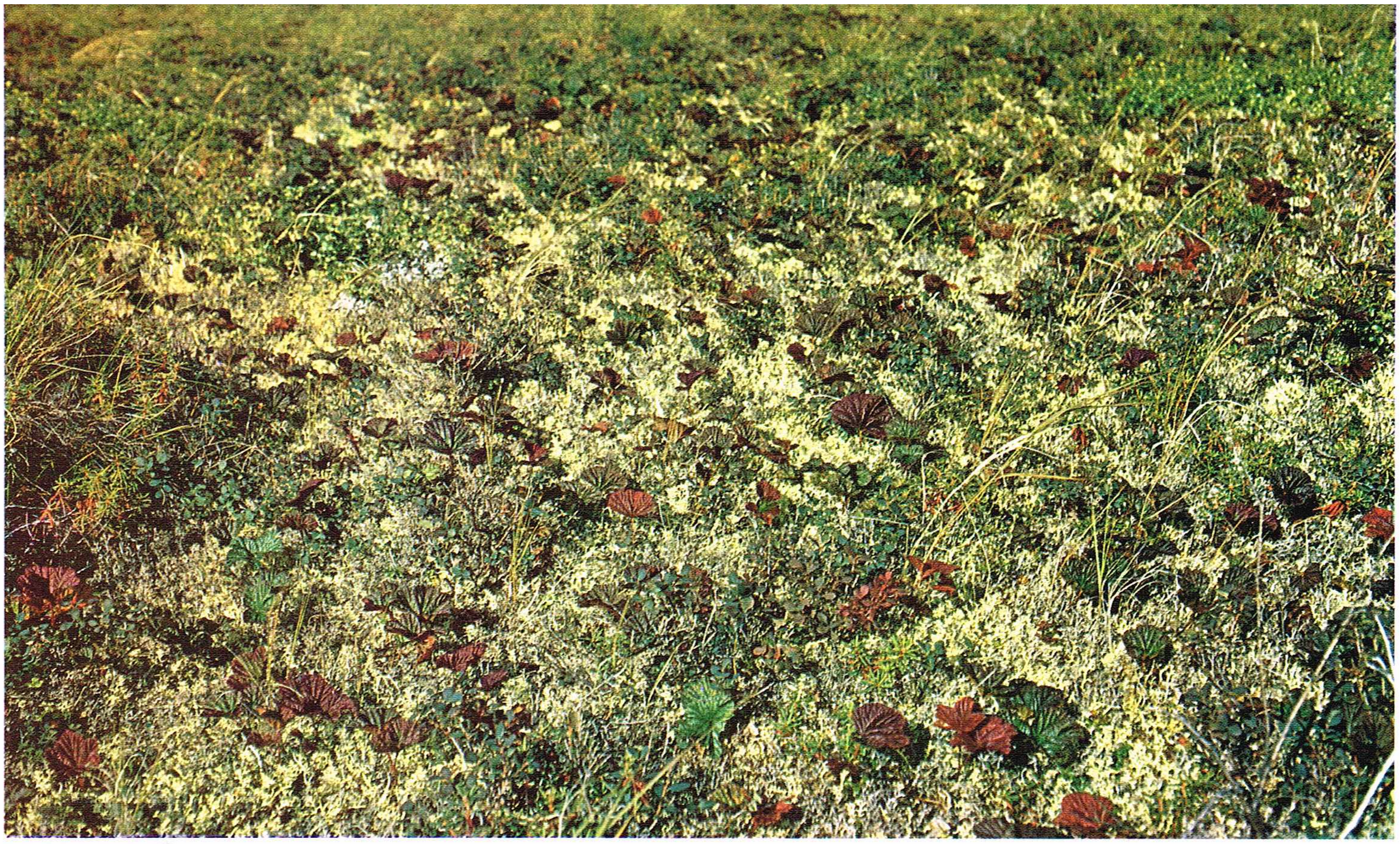


R. H. Noailles - Jacana



Richard Colin





S. et D. Mc Cutcheon

Pour la *productivité piscicole* des eaux courantes, ce sont les populations de truites qui ont été le plus étudiées. D'après les chiffres donnés par Decamps (1971) et reproduits dans le tableau ci-dessous, il apparaît que la plus grande biomasse de Poissons vivants est atteinte à l'âge de 12 mois. Avant 12 mois, les individus, nombreux, sont trop petits et, après 12 mois, la mortalité naturelle est responsable d'une diminution de la biomasse. Il en résulte qu'une bonne exploitation de truites devra tenir compte de ces données.

Évolution d'une population de truites à partir de l'éclosion						
Age (en mois)	0	6	12	18	24	30
Nombre	1000	15	7	4	2	1
Poids d'un poisson (en grammes)	0,1	60	200	250	350	450
Poids des poissons en vie (en kg)	0,10	0,90	1,40	1,00	0,70	0,45
Poids des poissons morts (en kg)	0	1,60	2,20	3,00	3,70	4,10
Production totale (en kg)	0,10	2,50	3,60	4,00	4,40	4,65

Richard Colin

Conclusions

Les écosystèmes des eaux continentales, à cause de l'intérêt pratique de la pêche, sont assez bien connus. Ainsi, les facteurs physico-chimiques de ces milieux aquatiques sont souvent étudiés avec une assez grande précision. Cependant, les recherches menées au niveau de la productivité restent insuffisantes et doivent absolument être poursuivies et développées pour contribuer à un aménagement plus rationnel des cours d'eau et des étangs. En effet, l'équilibre biologique de l'écosystème s'avère très fragile et la rupture peut, par là même, survenir rapidement : il suffit qu'une espèce prolifère trop brutalement ou encore, et c'est hélas le cas le plus fréquent, que l'homme, par son activité industrielle et les pollutions qui en résultent, détruise l'équilibre établi. Pour remédier à ce déséquilibre, un certain nombre de moyens doivent être mis en œuvre tels que le repeuplement, une surveillance accrue et une législation efficace.

Des tentatives d'aménagement d'étangs ont été réalisées, visant à l'obtention d'une plus grande production de Poissons de consommation et d'alevins. Certains étangs deviennent ainsi de véritables « usines productrices de carpes » et le rendement croît avantageusement. Dans certains cas, la productivité s'est accrue grâce à une culture plus intense d'Algues, telles que *Chlorella, Chlamydomonas, Scenedesmus,* qui nourrissent le zooplancton et les Poissons herbivores. C'est l'épandage d'« engrais » comme la chaux agricole, les superphosphates, le chlorure de magnésium qui a permis d'augmenter la production d'Algues. Les concentrations utilisées doivent tenir compte de la dureté de l'eau, facteur très important. Les rendements obtenus sont tels que certains pays, qui manquent de terres cultivables, comme le Japon, consomment les Algues ainsi cultivées. D'après Dajoz (1970), on utilise, en pisciculture, dans le sud de la Chine un autre type d'aménagement : on choisit cinq à six espèces de Poissons, en fonction de leur régime alimentaire; un herbivore de surface, deux planctonophages, un mangeur de Vers et de détritus organiques de fond, un mangeur de Mollusques, un carnivore, un omnivore. Ce procédé, qui permet une exploitation à plusieurs niveaux trophiques, aboutit à des rendements très élevés, de l'ordre de 5 000 kg de Poissons à l'hectare.

Les milieux terrestres

La toundra

La végétation

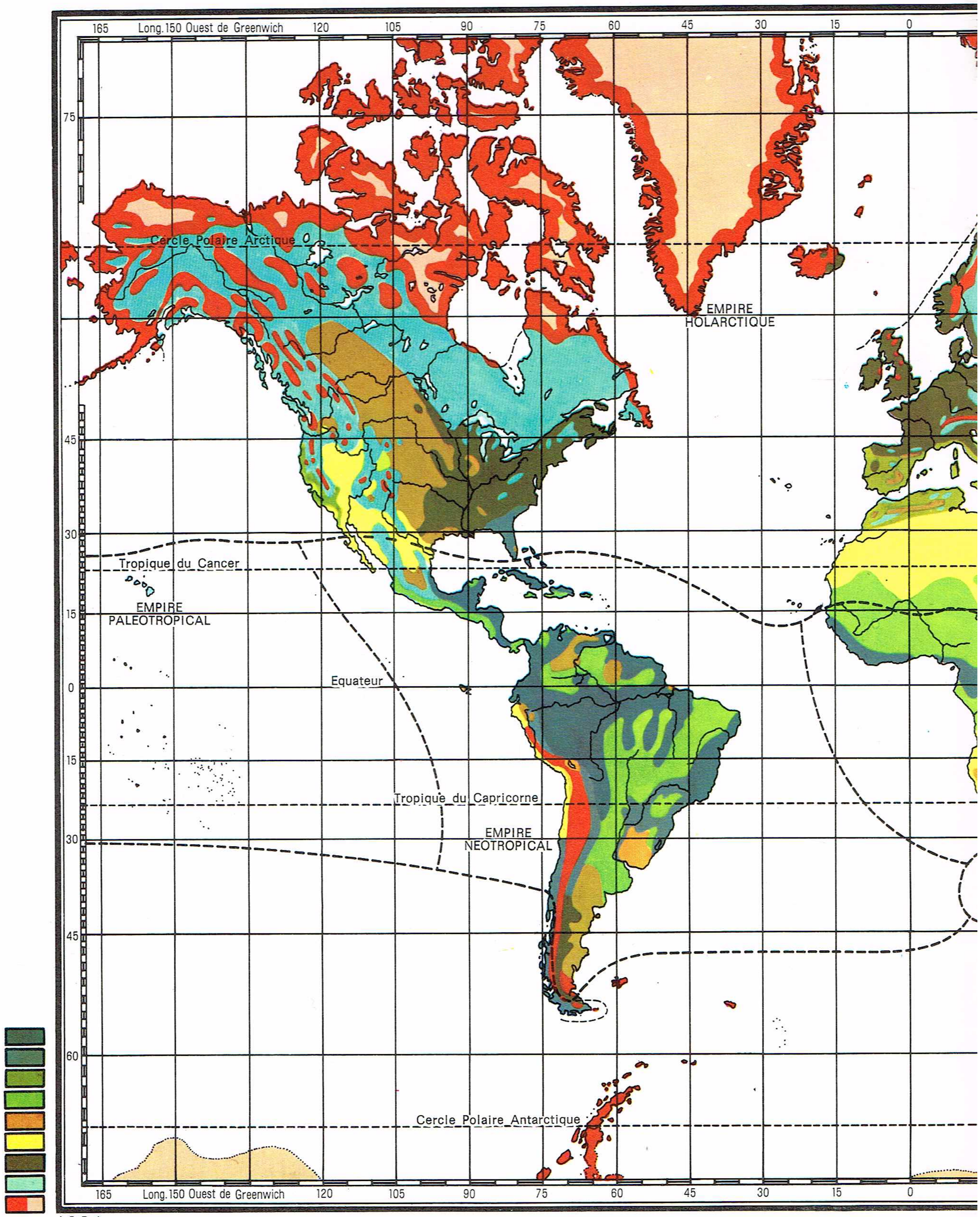
La toundra représente la dernière formation végétale, aux fortes latitudes, entre la zone boisée et la zone constamment enneigée ou glacée des pôles. En fait, seule la toundra arctique est développée. Sur le plan du paysage, la végétation qui apparaît comme la plus typique est une formation basse dont les arbres sont absents, sauf dans la zone transitoire vers la forêt boréale, où on trouve encore quelques bouleaux et quelques saules; cette formation est composée de buissons bas, de bouleaux nains surtout *(Betula nana)*, de petits saules *(Salix repens, Salix lapponum)*, de diverses Éricacées et, dans les endroits les plus humides, de linaigrettes *(Eriophorum)*, de joncs et de carex; les endroits très exposés au vent et à l'action du gel ne portent que quelques touffes d'herbe rase ou des plantes en coussinet. Dans les landes, les espaces entre les buissons sont occupés par une strate souvent dense de divers Lichens (surtout des *Cladonia : C. rangiferina* et *C. alpestris*) et de Mousses *(Rhacomitrium lanuginosum)*.

Climatiquement, la zone de la toundra est caractérisée par moins de 3 mois sans gelées, et, en dehors de cette période estivale courte, le sol est entièrement gelé. La moyenne du mois le plus chaud n'excède pas 10 °C. Pendant l'été, le sol ne dégèle pas sur toute sa profondeur, ce qui empêche la percolation et la circulation de l'eau : en surface, le sol est donc toujours très humide,

▲ ***Une toundra à Cladonia** : entre les buissons, les espaces sont occupés par une strate dense de divers Lichens; c'est un paysage de landes caractéristique.*

◀ ***Tableau estimatif de la productivité piscicole des eaux courantes** : ici, dans le cas d'une population de truites. (Ces nombres correspondent approximativement à ceux donnés par Allen dans son étude de l'Horokiwi, rivière très productive de Nouvelle-Zélande.)*

◀ *Page ci-contre, à droite, représentation graphique des pentes (d'après Huet).*

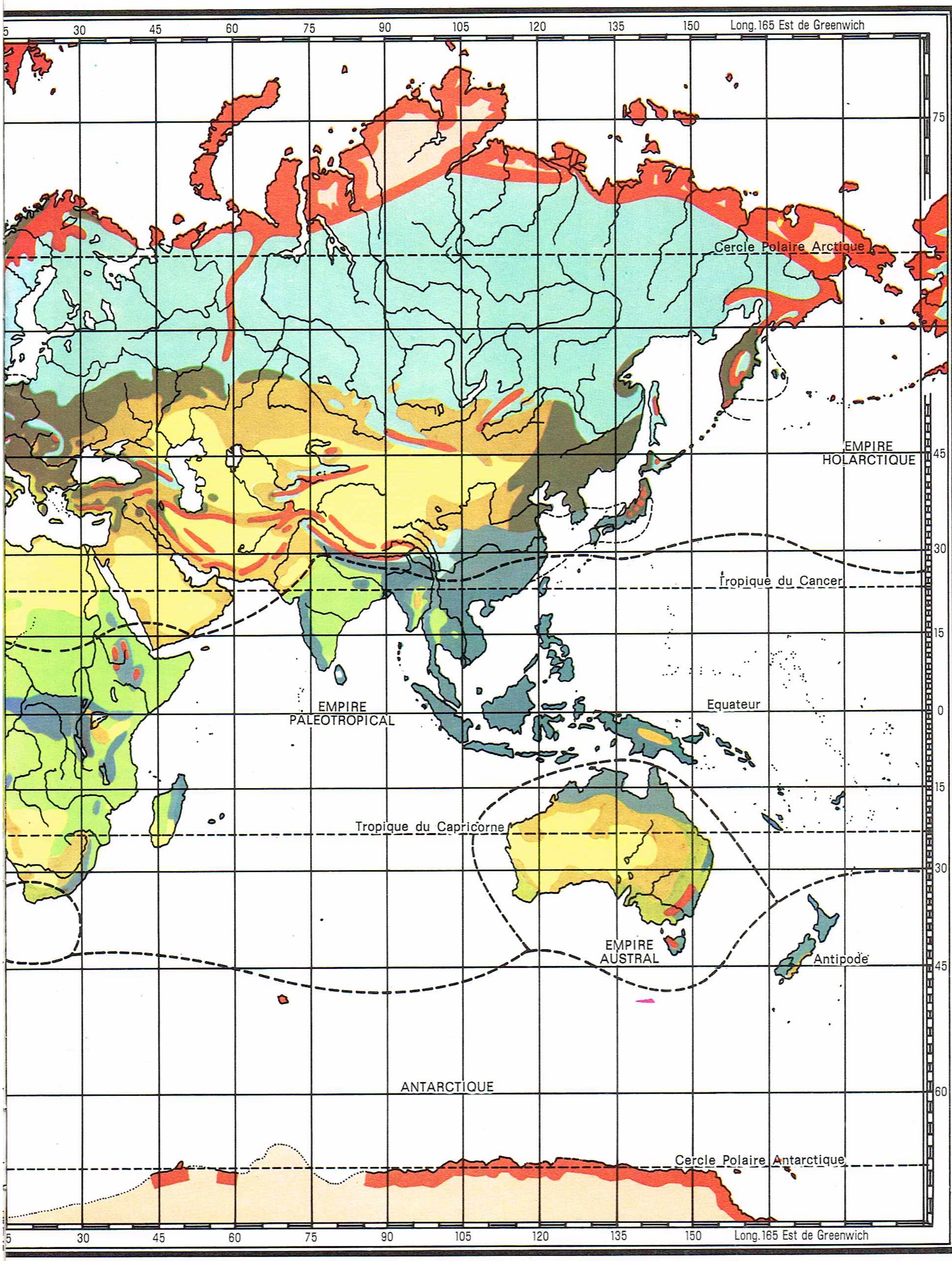


I.G.D.A.

et les zones marécageuses abondantes. En outre, les phénomènes périglaciaires (solifluxion, cryoturbation créant des sols polygonaux) sont importants. En plus du gel, le vent très fort limite probablement la croissance des arbres : en hiver, le manteau neigeux est la seule protection pour les branches des buissons; en effet le vent chargé de cristaux de glace abrase tout rameau qui émerge.

La faune

En ce qui concerne la faune, on évalue à plus de 60 le nombre d'espèces de Mammifères, mais, sur le plan de l'appartenance biogéographique stricte à la zone de la toundra, seule une dizaine lui serait réellement inféodée, parmi lesquelles le renard bleu, le renne, le caribou, le bœuf musqué, des campagnols et des lemmings. Parmi les carnivores, il faudrait encore citer le lynx, le glouton, l'hermine, l'ours blanc, etc.; parmi les omnivores, l'ours brun. Les petits Rongeurs sont aussi abondants. Selon les cas, l'adaptation à la saison froide apparaît soit sous forme de migrations comme pour les rennes et les caribous qui atteignent même la limite de la forêt, soit par l'hibernation (spermophile souslik ou *Citellus*



◀ ***Les formations végétales du globe, d'après Brockmann-Jerosch : 1, forêts pluviales tropicales; 2, forêts pluviales subtropicales; 3, forêts subtropicales sempervirentes-sclérophylles; 4, savanes arborées à végétation en périodes de pluie; 5, steppes herbeuses à végétation hiverno-printanière; 6, déserts; 7, forêts latifoliées à végétation estivale; 8, forêts angustifoliées sempervirentes; 9, régions polaires et alpines sans arbres.***

citellus), soit même en conservant une activité. Les principales adaptations au froid sont : l'augmentation de l'épaisseur de la fourrure, la présence d'une couche graisseuse sous la peau, les caractères morphologiques — faible valeur de la surface du corps par rapport à son volume et réduction de la taille des appendices (règles de Bergmann et d'Allen). Très abondantes en été avec l'apport des migrateurs, les espèces d'Oiseaux sédentaires sont peu nombreuses : le lagopède, le ptarmigan, le harfang des neiges sont les plus typiques. Les Reptiles et les Amphibiens sont rares. Parmi les Invertébrés, ce sont les Insectes qui dominent, plus spécialement les Diptères avec des formes piqueuses (moustiques et Tabanides), mais aussi les bourdons, et quelques papillons comme les *Colias* et les *Erebia*. Les Insectes, surtout les mouches, moucherons et moustiques, pullulent en été, et passent la phase froide en hibernation (diapause).

Le fonctionnement de l'écosystème

Nos connaissances sur le fonctionnement de l'écosystème « toundra » se sont récemment enrichies grâce à des études faites en Alaska, à Point Barrow; Schultz



Bruce Coleman - C. J. Ott

▲ *Un troupeau de caribous dans une toundra d'Alaska (U.S.A.).*

▼ *Climatiquement, la zone de la toundra est caractérisée par moins de 3 mois sans gelées, la moyenne du mois le plus chaud n'excédant pas 10 °C. Ici, un troupeau de rennes dans une lande boisée en Suède septentrionale.*

(1969) estime que l'on peut avoir une image assez bonne du fonctionnement de cet écosystème, en cette localité, en considérant que seulement un nombre réduit d'espèces interviennent : « La liste pourrait être réduite à environ 10 espèces et comprendre cependant 90 % ou plus de la totalité de la biomasse dans chaque groupe principal. Il faut y inclure les sphaignes pour les végétaux inférieurs, quelques Graminées et *Carex* pour les plantes supérieures, le lemming brun et le lynx parmi les herbivores et les carnivores respectivement. » Cet auteur fait remarquer par là même que cet écosystème est relativement simple. Près de 90 % de la production primaire est due à 3 espèces (*Dupontia fischeri, Eriophorum augustifolium* et *Carex aquatilis*) et elle constitue l'essentiel du régime alimentaire du lemming. Une étude très précise et des tentatives de modélisation mathématique ont été réalisées pour rendre compte des fluctuations bien connues des populations de lemmings et tenter de les expliquer : la teneur en phosphore de l'herbe consommée en serait un élément essentiel. Durant les périodes de fort accroissement pour les populations de lemmings, on observe une plus grande abondance des prédateurs (hiboux des neiges et lynx). Malgré des fluctuations très importantes, le système, par régulation en retour, conserve une certaine stabilité.

En considérant des territoires de toundra sur une plus grande étendue, on peut prendre en compte les grands herbivores, rennes et caribous; on estime à environ 8 km² la surface de pâturage nécessaire par individu. Si la densité des grands herbivores s'accroît, il y a généralement migration mais, en Laponie, pour les rennes (semi-domestiques), elle se fait moins rapidement que pour les caribous en Amérique du Nord; en trop grand nombre, les rennes risquent alors dans certains cas de détruire par surpâturage leur source de nourriture future.

Globalement, la production primaire est faible : d'après Johnson (1970), la production primaire brute à Point Barrow serait seulement de 344 g/m². G. Lemée (1967) met l'accent sur les liaisons possibles avec les écosystèmes voisins; il dit : « Mais à côté de ces écosystèmes exclusivement terrestres existent dans les régions arctiques et antarctiques des écosystèmes littoraux remarquables par l'abondance des carnivores : Oiseaux, phoques, ours, renards, en raison de la source de nourriture offerte par la mer. Cette richesse animale est elle-même la cause déterminante de la quasi-localisation des habitants humains sur les côtes. » On trouve là une illustration des échanges entre écosystèmes voisins géographiquement, et on perçoit en outre plus aisément comment les

Ostman - G. Rönn





Binois - Pitch

▲ *Type de végétation dans la vallée de la Matanuska dans les monts Chugach (Alaska, U.S.A.).*

populations humaines sont en réalité dépendantes des écosystèmes naturels. Cette règle est moins évidente sous des climats moins rudes et pour des civilisations apparemment plus indépendantes des impératifs du milieu ; elle est pourtant universelle et sans exception.

La taïga

La taïga est la forêt boréale de Conifères, qui forme une ceinture dans les plaines d'Europe, d'Asie et d'Amérique, entre la toundra et la zone de la forêt tempérée ou de la steppe, plus méridionales. Dans l'hémisphère Sud, cette ceinture est pratiquement absente.

La végétation

L'aspect de la végétation reste monotone malgré la présence d'assez nombreux Conifères dans la strate arborescente : quelques-uns sont à feuillage caduc (mélèzes : *Larix sibirica, L. dahurica*), mais la plupart sont à feuillage persistant (pins : *Pinus sylvestris, P. pumila ;* sapins : *Abies sibirica ;* épicéa : *Picea obovata*). Le fait que les feuilles de ces arbres soient des aiguilles à faible surface et qu'elles possèdent divers dispositifs de régulation de la transpiration, leur permet de passer l'hiver malgré l'absence d'alimentation en eau à partir du sol gelé. On trouve peu d'arbres à feuilles larges, à l'exception des bouleaux (espèces à très large tolérance écologique) et de quelques espèces de peupliers et d'aulnes. Les strates basses ont une végétation assez réduite à cause de l'ombrage important de la strate arborescente et de la présence au sol d'une épaisse litière d'aiguilles mortes à décomposition très lente. Parmi les arbustes, on retrouve des espèces de la toundra *(Vaccinium, Empetrum, Salix)* et quelques autres espèces comme des cornouilliers, des groseilliers. Au sol, la végétation, irrégulière, est surtout faite de Mousses, de Lichens *(Cladonia)*, de quelques Fougères et de certaines espèces liées aux Conifères comme les piroles.

Le climat reste rude ; la neige et le gel du sol interdisent à la période de végétation active de dépasser 4 mois environ.

La *taïga* correspond à la zone climatique pour laquelle on peut trouver environ 2 mois sans gelées et 1 mois avec une température moyenne supérieure à 10 °C. Les précipitations sont réduites : en plaine, elles sont souvent de l'ordre de 20 à 25 cm, mais sont plus élevées en montagne, où l'enneigement est plus abondant.

Certaines forêts de Conifères sont d'un aspect comparable mais, en réalité, elles correspondent à des climats d'un caractère très différent. C'est le cas de la *forêt à résineux*, dite *pluvieuse*, présente sur la côte pacifique de l'Amérique. Les températures sont plutôt douces, et l'alimentation en eau est bonne grâce au régime élevé des précipitations (de l'ordre de 1 m à 2,50 m en hiver) et à l'interception de brouillards côtiers ; plusieurs espèces particulières sont présentes, parmi lesquelles le célèbre *Sequoia sempervirens*.

La faune

Le peuplement animal de la taïga n'est pas très diversifié et le climat impose une périodicité saisonnière marquée. En hiver, beaucoup d'espèces de petite taille (Invertébrés, petits Mammifères Rongeurs et carnivores) hivernent ; les Oiseaux migrent pour la plupart vers le sud, sauf quelques sédentaires (bec-croisé, casse-noix), qui trouvent leur nourriture sous les écorces ou à partir des graines contenues dans les cônes. En bordure nord, les grands herbivores, comme les Cervidés, sont aussi des migrants depuis la toundra (élans, rennes) ; ils se nourrissent des Lichens présents sur les troncs, des écorces jeunes et aussi de bourgeons.

Au printemps et en été, on note une pullulation d'Insectes, surtout des mouches et des moustiques ; les xylophages (scolytes, buprestes, longicornes) et les défoliateurs (tenthrèdes, chenilles processionnaires) prélèvent une importante partie de la productivité primaire des arbres. Aux dépens des strates basses vivent les Cervidés et les Rongeurs (campagnols, lemmings, lièvres, lapins). Les ours participent à différents niveaux trophiques à cause de leur régime varié : fruits, racines, miel, Insectes, Poissons... Parmi les carnivores, les loups s'attaquent parfois en bandes aux grands herbivores ; les autres (renard, glouton, belettes, visons, lynx) s'attaquent à des proies plus petites. L'intervention de l'homme, outre l'exploitation forestière, réduit considérablement les peuplements, surtout par la chasse aux animaux à fourrure.

Le fonctionnement de l'écosystème

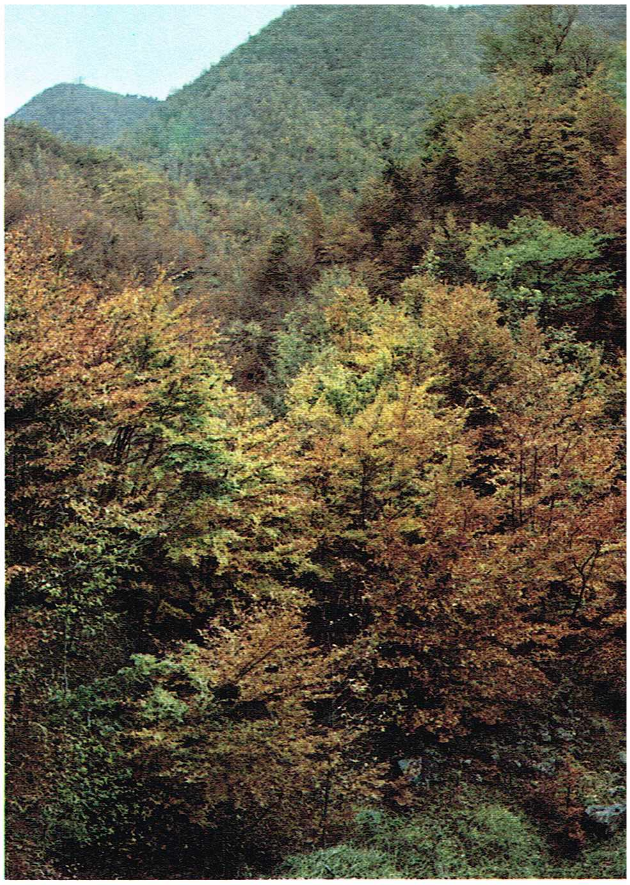
Le fonctionnement complet de l'écosystème constitué par la taïga n'a pas été décrit avec précision ; on connaît cependant les principales relations alimentaires et, par ailleurs, la productivité primaire de forêt a pu faire l'objet d'assez nombreuses évaluations à cause de l'intérêt économique qu'elle présente. Biomasses et productivités sont, à cause de la courte période de végétation, notablement plus faibles que celles observées pour nos forêts tempérées à feuilles caduques : pour l'U.R.S.S., Rodin et Bazilevic donnent les valeurs suivantes :

	biomasses	*productivité*
— **taïga septentrionale** :		
— pineraies :	80	—
— pessières :	100	4,5
— sapinières :	100	4,5
— **taïga méridionale** :		
— pineraies :	280	6,1
— pessières :	330	7,0
— sapinières :	400	8,5

La biomasse est exprimée en tonnes par ha, et la productivité primaire nette en tonnes par ha et par an. Ces chiffres sont donc souvent inférieurs de moitié et, parfois, de beaucoup plus, à ce qu'on observe pour la forêt à feuilles caduques de la zone tempérée.



Bruce Coleman - C. J. Ott



▲ *A gauche,* **Lynx canadensis,** *le lynx du Canada, est un des grands prédateurs des animaux herbivores peuplant la taïga. A droite, au centre, le hêtre* **(Fagus sylvatica)** *est une des essences dominantes en Europe occidentale; il est abondant notamment en milieu humide ou à l'étage montagnard (1 000-1 500 m environ).*

Le maximum de productivité s'observe, pour les forêts de Conifères de la taïga, vers 40 ans : à ce moment-là, elle peut atteindre pendant quelques années un pic de 20 t/ha/an pour la taïga septentrionale. Les plantations de divers Conifères que l'on rencontre en plaine, sous climat plus tempéré que dans la zone de la taïga, ont une meilleure productivité primaire nette : elle est par exemple de 15,5 t/ha/an pour une forêt d'épicéas en Ardennes, dans le cas d'un peuplement de 55 ans dont la biomasse est de l'ordre de 230 t/ha. Mais, fréquemment, comme les résineux sont implantés sur les sols les plus pauvres, la productivité primaire nette est presque aussi faible que pour la taïga : des mesures effectuées en Allemagne pour des peuplements de *Pinus sylvestris* ont donné les chiffres de 9 t/ha/an, et même de 1,5 t/ha/an dans un cas particulièrement défavorable.

La forêt tempérée à feuillage caduc

La zone de la forêt tempérée à feuillage caduc ne forme pas dans l'hémisphère Nord une bande continue : elle est assez bien développée en Europe occidentale et en Asie orientale, mais entre ces deux régions elle est absente de Sibérie où la taïga rejoint directement au sud la zone des steppes. En Amérique du Nord, la forêt à feuillage caduc est surtout développée à l'est; au centre du continent, à latitude égale, elle laisse place à la grande prairie américaine. Dans l'hémisphère Sud, ce type de formation forestière n'est présent que sur une surface assez réduite, au sud du Chili et de l'Argentine.

L'aspect des forêts caducifoliées est assez varié selon les domaines floristiques et à cause de l'action humaine (exploitation forestière) très intense dans cette zone.

Quelques caractères généraux peuvent cependant être dégagés. Les conditions climatiques qui agissent sur la localisation de ce type de végétation, sont surtout d'ordre thermique : ainsi, dans l'hémisphère Nord, la forêt caducifoliée tempérée est limitée vers le nord par le froid trop vif en hiver et par la courte période de chaleur en été qui permet une végétation active, bien que sans doute certains besoins de froid pour la levée de dormance des bourgeons puissent au contraire entraîner une limitation thermique vers le sud. En outre, la sécheresse de l'été semble bien être le facteur déterminant le passage vers les steppes plus continentales ou vers les zones méditerranéennes.

La végétation

Dans les forêts tempérées, la stratification est bien nette. Les feuillus sont donc en principe dominants dans la strate arborescente, mais les forêts mixtes de Feuillus-Conifères sont assez nombreuses aussi, souvent en liaison avec l'exploitation forestière; la hauteur de cette strate est limitée et ne dépasse que rarement 30 à 40 m. La strate arbustive est parfois bien développée : y participent soit des espèces forestières rejetant facilement de souche (taillis), soit les jeunes stades des essences arborescentes (fourrés), soit encore des espèces de taille maximale plus réduite (par exemple les noisetiers et les houx). Les épiphytes, à part les Lichens et les Mousses, sont représentées seulement par quelques lianes (clématites, lierre, chèvrefeuille, houblon). La strate basse est plus dense que dans les forêts de Conifères et les Graminées y prennent davantage d'importance, bien que le recouvrement et la composition soient assez variables, selon les sols notamment.

En Europe occidentale et centrale, les essences dominantes sont les chênes *(Quercus pedunculata* et *Q. sessiliflora)*, le charme et le hêtre, ce dernier n'étant abondant que dans un milieu assez humide ou en altitude à l'étage montagnard (1 000-1 500 m environ). D'autres essences sont plus discrètes comme le frêne, le tilleul et l'orme. Certaines ne se trouvent que dans des secteurs géographiques particuliers : ainsi, le chêne tauzin caractérise le sud du domaine atlantique (Landes), tandis que le chêne pubescent fait la transition vers les groupements méditerranéens. On a relevé une nette correspondance entre les types de sols et d'humus qui caractérisent ces derniers et les groupements forestiers; par exemple, lors de l'étude phytosociologique, nous avons vu que le *Querceto-Carpinetum* (chênaie-charmaie à *Quercus pedunculata*) se trouve sur les sols assez humides à mull calcique, alors que le *Quercetum sessiliflorae* (chênaie à *Quercus sessiliflora*) est lié aux sols acides plutôt secs.

En Amérique du Nord, de nombreuses races de chênes *(Quercus coccinea, Q. macrocarpa, Q. alba, Q. montana, Q. borealis, Q. velutina)*, des chataîgniers *(Castanea dentata)*, des noyers *(Carya p.sp.)*, le tulipier *(Liriodendron tulipiferum)* forment la majeure partie de la végétation arborescente, surtout dans l'est des U.S.A.; vers le nord, dans la région des Grands Lacs et le sud du Canada, un hêtre *(Fagus grandifolia)* et l'érable à sucre *(Acer saccharum)* dont la feuille est l'emblème du Canada, sont les principales espèces à feuillage caduc, auxquelles se mêle assez fréquemment un Conifère : le *Tsuga canadensis*.

La faune

Le peuplement animal de la forêt tempérée à feuillage caduc est varié, car il correspond à l'utilisation à la fois de l'ensemble du couvert et des divers microbiotopes qui sont surtout liés à la stratification. Parmi les arboricoles, en plus des Oiseaux frugivores, granivores ou insectivores (pigeon ramier, geai, pics, divers petits Passereaux et grimpereaux), on rencontre aussi des



M. Pedone



M. Pedone

◀ *Les châtaigniers constituent une grande partie de la végétation arborescente de l'est des États-Unis.*

Mammifères Rongeurs (écureuils) ou Carnivores (chats sauvages). Les grands Mammifères les plus connus sont le cerf, le chevreuil et le sanglier; pour ceux de plus petite taille, ce sont surtout les fouisseurs creusant des galeries ou des terriers qui dominent : parmi eux des Rongeurs (campagnols, mulot, souris), des Lagomorphes (lapins), quelques Insectivores (musaraigne, taupe), le blaireau, et le renard, qui, bien que de régime carnivore, peut trouver un appoint de nourriture végétale avec les baies en cas de difficulté. Bien que les conditions climatiques ne soient pas très difficiles, beaucoup d'espèces hibernent, surtout parmi les petits Mammifères, les Reptiles (vipères, lézards) et les Amphibiens (grenouilles, crapauds).

Les Arthropodes, et surtout les Insectes, sont extrêmement nombreux, tant par le nombre des individus durant la période active que par le nombre d'espèces présentes. Barbey (1913) a dressé l'inventaire des principaux Insectes qui s'attaquent au chêne rouvre; cette liste, sûrement incomplète, comporte plus de 60 noms, et on constate à sa lecture que toutes les parties de la plante sont attaquées par plusieurs espèces. Ces dernières, qui attaquent non seulement les arbres, mais l'ensemble des plantes sous couvert forestier, ont un rôle de consommateurs de premier ordre dans l'écosystème; elles sont elles-mêmes victimes de divers prédateurs ou parasites (Oiseaux, Araignées, Insectes Diptères ou Hyménoptères). Dans le sol, dans les touffes de Mousses, dans les bois morts et les souches en décomposition, la faune entomologique est également très diversifiée; selon la nature des horizons superficiels des sols, on peut y observer de sensibles différences : ainsi le mull calcique est plus apte à la présence de Mollusques, de vers de terre et d'une flore bactérienne cellulolytique très active; au contraire, le mor acide, qui renferme une microflore fongique, abrite plutôt des petits Insectes comme les Collemboles.

Le fonctionnement de l'écosystème

Parmi les études relativement nombreuses consacrées à cet écosystème — la forêt caducifoliée — l'ensemble le plus complet est certainement celui que constituent les travaux de l'équipe belge animée par Duvigneaud. En effet, les réseaux trophiques ont été précisés et le bilan énergétique établi comme nous l'avons déjà vu, mais, fait plus rare, le cycle des éléments minéraux a été aussi très soigneusement décrit et l'importance des transferts quantifiés a été mise en évidence.

Dans le cas d'une futaie de chênes de 117 ans surmontant un taillis de noisetiers de 20 ans, Duvigneaud et ses collaborateurs (1971) ont fait le bilan entre les quantités de Ca, K, Mg, N, S et P retenues chaque année par la végétation dans le bois, les écorces et les parties pérennantes des plantes herbacées, et celles qui retournent au sol par la chute des feuilles, le feuillage mort des herbes, les brindilles tombées au sol et le lessivage par la pluie. La différence entre ces quantités correspond à ce qui reste fixé par la végétation; par ailleurs, une petite quantité de ces éléments est exportée par les eaux de drainage, tandis que les eaux de pluie peuvent fournir un apport. C'est toujours le calcium qui est l'élément le plus important pondéralement, la fixation par les feuilles étant beaucoup plus élevée pour les feuillus (jusqu'à 4 fois) que pour les Conifères.

La perte la plus importante d'éléments minéraux est due à l'exploitation forestière : on a calculé qu'à partir d'un hectare de forêt de feuillus, pour une révolution de 100 ans, des quantités voisines de 2 000 kg pour le Ca, 500 kg pour le K, et 100 kg pour le P, sont ainsi exportées. La fertilité d'un sol forestier ne peut donc se maintenir qu'à la condition suivante : les prélèvements de ces éléments à partir du substrat minéral dans le sol doivent

▼ *Le peuplement animal de la forêt tempérée à feuillage caduc est varié : parmi les grands Mammifères, le chevreuil* **(Capreolus capreolus)** *est un des plus connus.*



P. Castel - Jacana



C. Nardin - Jacana

▲ *La forêt méditerranéenne du midi de la France est formée par le chêne vert (Quercus ilex) ; ici, une chênaie verte, presque vierge, dans le Gard.*

compenser cette perte; certaines pratiques comme le pâturage sous forêt, l'enlèvement de la strate muscinale et herbacée, ou encore de l'humus, de même que la coupe à blanc qui favorise le lessivage et l'entraînement de ces éléments, ont donc des effets négatifs.

La productivité des forêts feuillues caducifoliées varie selon les pratiques forestières, les types de sols et l'âge des biocénoses. Pour une forêt de « haute productivité », Ovington (1962) a proposé les valeurs suivantes, en t/ha de matière sèche par an : productivité primaire brute, PB = 40, productivité primaire nette, PN = 22, production de bois fort, BF = 17. Pour diverses forêts caducifoliées de Belgique, Duvigneaud a fourni des données très précises ; pour des forêts mixtes à chênes et à charmes installées, d'une part sur sol à mull calcique, et d'autre part sur sol à mor acide, les valeurs pour la biomasse et la productivité primaire nette sont respectivement : pour la biomasse 316 et 243 t/ha, pour la productivité nette

Fratelli Montacchini



▶ *Un exemple de paraclimax : la garrigue méditerranéenne, très appauvrie, du cap d'Orsa en Sardaigne.*

15,5 et 10,6 t/ha/an ; pour une hêtraie sur sol à humus neutre (moder), d'une biomasse de 447 t/ha, la productivité primaire nette est 12,7 t.

Comme pour les autres écosystèmes, les données concernant la production secondaire sont moins abondantes : parmi les cas exposés pour illustrer le concept d'écosystème, nous avons déjà vu un exemple assez complet de description de l'écosystème pour une forêt européenne. Il convient de noter, parmi les herbivores, l'importance des Cervidés, des petits Rongeurs, des Insectes phytophages et, parmi la faune du sol, celle des vers de terre dont la biomasse peut atteindre 140 kg/ha dans la forêt américaine à tulipier ; pour les Mammifères, la biomasse est évaluée à 7,4 kg/ha environ dans les forêts d'Europe. Il faut aussi remarquer que, pour les grands animaux herbivores, les prédateurs naturels sont très souvent absents et la régulation se fait par la chasse, ou encore par les accidents tels que les collisions avec les véhicules automobiles !

La zone méditerranéenne

La végétation de la zone méditerranéenne comprend des forêts à feuillage persistant et des formations buissonnantes typiques plus basses, telles que la garrigue et le maquis, qui sont dérivées de la forêt par dégradation. Ces types de formation ne sont pas limités au seul bassin méditerranéen, mais, même ailleurs, l'adjectif est conservé pour les qualifier. Dans notre pays, la végétation méditerranéenne paraît former une ceinture plus méridionale que celle de la forêt caducifoliée.

Des saisons nettement différentes par leurs températures et une pluviosité limitée à la saison froide caractérisent le climat méditerranéen, ce qui implique donc, en été dans notre hémisphère, une certaine sécheresse. Une grande partie des travaux du botaniste montpelliérain L. Emberger a porté sur la végétation de la région méditerranéenne, pour laquelle, en se servant notamment du coefficient qui porte son nom, il a établi des subdivisions selon le climat ; il distingue ainsi : le climat méditerranéen aride, le climat méditerranéen semi-aride, le climat méditerranéen tempéré, le climat méditerranéen humide, le climat méditerranéen de haute montagne. A chacune de ces subdivisions est lié un type particulier de végétation et on peut observer un étagement en liaison avec ces différences climatiques.

La végétation

La forêt méditerranéenne du midi de la France, malheureusement bien réduite de nos jours, est formée par le chêne vert *(Quercus ilex)*, dont les individus ne dépassent que très rarement une vingtaine de mètres, et sont le plus souvent de taille beaucoup plus réduite. Cette essence est à feuilles persistantes, petites et coriaces, comme celles de beaucoup d'arbustes du sous-bois : arbousier, laurier-tin, lentisques, *Phillyrea*. La strate herbacée et muscinale n'est pas très dense et le recouvrement du sol est donc assez faible. Le chêne-liège *(Quercus suber)*, d'aspect très semblable, est limité aux terrains siliceux et à des régions un peu plus chaudes : il ne peut supporter de fortes gelées, même courtes, surtout s'il est exploité pour son écorce.

Mais le plus souvent, au lieu des forêts, on trouve les formations plus basses et de pénétration difficile que sont la garrigue et le maquis. La garrigue, issue de la dégradation de la forêt par l'exploitation, le pâturage et principalement l'incendie, est formée essentiellement par le chêne kermès *(Quercus coccifera)* à feuilles persistantes coriaces, petites et piquantes. Cette formation est dite *paraclimacique*, car elle reste très longtemps dans cet état, et il est très difficile de reconstituer la forêt de chênes verts : on facilite cependant la réimplantation de cette dernière essence en procédant à des plantations de pins d'Alep *(Pinus halepensis)*. Sur silice, le maquis comprend diverses espèces comme l'olivier sauvage, l'arbousier, les lentisques, les *Phillyrea*, la grande bruyère *(Erica arborea)* et des cistes dont certains ont un feuillage très inflammable. A ces formations — forêts de chênes verts, maquis, garrigues — les forestiers ont tenté de substituer des forêts de Conifères *(Pinus laricio, Pinus halepensis, Pinus pinea, Pinus pinaster)*, mais les risques de feu sont alors toujours très grands.

Les Conifères sont présents naturellement dans les zones méditerranéennes montagneuses : on peut citer les cèdres du Liban, le pin noir de Corse (variété de *Pinus laricio*), divers sapins à aire géographique réduite *(Abies maroccana, A. cephalonica)*.

Hors du bassin méditerranéen, existent des formations homologues, tel le *« chaparral »* californien, qui comprend plusieurs *Quercus* et d'autres arbustes à feuilles réduites et coriaces *(Arctostaphylos p.sp., Adenostoma, Ceanothus p.sp., Rhus p.sp.)*. Au Chili, on trouve l'équivalent du chaparral californien : c'est le *« mattoral »* avec *Boldea boldus* (le boldo), *Quillaja saponaria* (le quillay) et *Acacia cavenna*. En Australie du Sud, une végétation de même type à base de *Melaleuca*, d'*Eucalyptus* bas et buissonnants, d'*Acacia p.sp.* constitue le *« mallee »*.



Fratelli Montacchini

▲ ***Un exemple de végétaux ligneux arbustifs ; le laurier-rose*** (Nerium oleander)***, caractéristique de la région méditerranéenne, pousse le long des cours d'eau (ici, au bord du Rio Manna, en Sardaigne).***

La faune

Le peuplement animal de ces formations forestières ou de fourrés méditerranéens est très diversifié : les groupes les mieux représentés sont les Insectes (Coléoptères, Diptères, Hyménoptères, etc.), les Reptiles (serpents, lézards), les Oiseaux et les Rongeurs. L'activité est maximale au printemps et certains modes de vie s'apparentent déjà à ceux de la faune du désert.

Le fonctionnement de l'écosystème

Les écosystèmes méditerranéens sont, depuis quelques années, l'objet d'investigations scientifiques poussées dans plusieurs régions du monde, grâce à l'impulsion donnée par le Programme biologique international (P.B.I.). Des études sont en cours, principalement en Californie (sous la direction du professeur H. Mooney), au Chili, et dans le sud de la France, grâce à une équipe de Montpellier (P. Lossaint, M. Rapp). Une comparaison entre les diverses régions du monde portant une végétation de type méditerranéen est ainsi tentée, les sols faisant l'objet d'attention particulière (P. Zinke, P. Schaeffer, et F. Di Castri).

A titre d'exemple, signalons que l'équipe du C.E.P.E. de Montpellier a pu obtenir, depuis 1967, divers résultats concernant la biomasse végétale, la productivité primaire, le cycle de l'eau et des éléments minéraux dans le cas de groupements à *Quercus ilex*, à *Quercus coccifera* (garrigue) et à pin d'Alep. En ce qui concerne les échelons trophiques plus élevés, la variété et la complexité des biocénoses animales rendent les données encore très fragmentaires. L'ensemble de ces études est surtout très révélateur de la marque de l'homme, pour une période relativement courte (moins de 10 000 ans) à l'échelle de l'évolution biologique, sur un certain type d'écosystèmes.



N. Cirani

▲ ***La végétation des forêts tropicales humides est caractérisée par une très grande diversité des arbres, surtout en Amérique du Sud: ici un aspect de la forêt tropicale le long de l'Amazone au Brésil.***

● *La zone tropicale*

Géographiquement, les régions tropicales se situent surtout jusqu'à 15° de latitude nord, mais atteignent par endroits 30° de latitude nord, et s'étendent jusqu'à 30° dans l'hémisphère Sud. L'amplitude thermique annuelle, différence entre les températures moyennes du mois le plus chaud et du mois le plus froid, est égale environ à 5/10 °C pour les régions tropicales et à quelques degrés pour les régions équatoriales.

Le monde tropical, constitué par différents types de forêts, savanes, steppes et mangroves, est caractérisé par des températures relativement élevées au cours de toute l'année, l'isotherme mensuel le plus bas se situant aux environs de 18 °C, la moyenne du mois le plus chaud étant supérieure à 25 °C et la pluviométrie forte (l'isohyète le plus bas se situant vers 750 mm de pluies) ; les pluies annuelles atteignent, en général, 1 500 à 2 000 mm et plus. La saison sèche, bien marquée pour le climat tropical, l'est moins pour le climat équatorial où les températures mensuelles présentent très peu de différence, les pluies se répartissant pratiquement sur toute l'année.

Les différences de climat, d'altitude, de nature du sol, etc., l'influence de l'homme et des animaux déterminent plusieurs types de végétations intertropicales.

Les forêts tropicales

On distingue plusieurs types de forêts tropicales : les forêts hygrophiles, mésophiles et tropophiles. Les forêts hygrophiles comprennent la forêt primaire, dense et humide, à caractère physionomique sempervirent, la forêt dense humide secondaire et les galeries forestières de ces formations. Les forêts mésophiles comprennent les forêts semi-caducifoliées et les forêts tropophiles les forêts caducifoliées plus ou moins denses et sèches. Selon le niveau et la permanence de l'eau, on distingue : la forêt périodiquement inondée, la forêt marécageuse et la mangrove.

La végétation

La végétation des forêts tropicales humides est caractérisée par une très grande diversité des arbres (surtout en Amérique du Sud), de grandes dimensions, rendant le sous-bois obscur et humide et empêchant ainsi la prolifération de la végétation du sous-bois et de sa floraison. Il existe néanmoins des clairières naturelles et artificielles, et des surfaces réduites où pénètre la lumière grâce à la chute d'un ou de plusieurs arbres ou le long des pistes. Le long des lisières bordant les clairières, dans les galeries forestières en savanes, le long des grandes rivières et des routes, la végétation devient luxuriante et très dense à tous les niveaux ; elle est caractérisée en partie par de nombreuses lianes et de nombreuses plantes épiphytes tout le long des arbres.

Les types physionomiques de la forêt tropicale (formations arborées) sont extrêmement diversifiés selon les régions ; la transformation de la forêt en savanes se fait graduellement, par régions intermédiaires comportant des galeries forestières, ainsi que par multiplication des clairières de plus en plus importantes, qui donnent en vue aérienne un aspect de mosaïque forêt-savane. La forêt présente aussi plusieurs aspects en fonction de la nature du sol et de son altération par l'action de l'homme et des animaux.

Dans l'évolution de la forêt, on distingue :

— *la forêt primaire intacte,* formée surtout de grands arbres avec une absence de sous-bois, dont la faune, presque entièrement localisée à la voûte et aux troncs, est inexistante sur le sol ; l'absence du sous-bois permet de circuler facilement ;

— *la forêt secondaire,* consécutive à un déboisement plus ou moins important, au sous-bois très riche, est caractérisée par certaines essences qui s'implantent grâce à la pénétration du soleil, comme les parasoliers *(Musanga),* les *Costus,* certains *Ficus, Palisota hirsuta,* les bambous, et l'installation secondaire de certains arbres tels que les *Terminalia.*

Pour la forêt primaire et secondaire, on distingue, d'une part, la forêt de terre ferme et, d'autre part, la forêt marécageuse ou inondée.

— *La forêt de terre ferme,* de formation secondaire, comporte des strates de végétation bien définies ; l'étage

dominant est constitué de grands arbres de 40 à 50 m appartenant à de nombreuses espèces parmi lesquelles les *Parinari*, le limba, l'iroko, l'acajou, le fromager, etc.

— *La forêt marécageuse* est inondée la majeure partie de l'année; elle présente un sous-bois extrêmement pauvre, ce qui permet de circuler en pirogue dans certaines régions.

Un des caractères essentiels de la forêt tropicale consiste dans la diversité des essences appartenant à de nombreuses familles et dans leur dispersion, ce qui rend toujours l'exploitation forestière très difficile. Presque tous les groupes botaniques participent à la flore de la forêt tropicale : les Lichens sont très nombreux sur les troncs d'arbres et leurs branches et acquièrent un développement extraordinaire en forêt de montagne; les Mousses sont relativement peu nombreuses mais les Hépatiques sont bien représentées; les Fougères constituent un des groupes les plus exubérants et spectaculaires; les Fougères aquatiques forment des peuplements très étendus sur les étangs et les rivières, alors que sur terre, dans les régions humides, les Fougères arborescentes peuvent atteindre 15 à 20 m de haut; les Gymnospermes jouent un rôle très réduit sauf dans certaines régions montagneuses; citons les Cycadales qu'on rencontre en sous-bois et les pins en forêt montagneuse.

Parmi les plantes Angiospermes, les Monocotylédones présentent une grande diversité d'espèces dont certaines sont de très grande taille; elles comportent les Pandanacées *(Pandanus)*, caractéristiques des régions marécageuses, à racines aériennes arquées; les Palmiers (palmier-liane, raphia, rônier, cocotier); les Aracées *(Arum, Colocosia, Typhonodorum)*; les Lemnacées ou lentilles d'eau; les Graminées auxquelles appartiennent la canne à sucre et certains bambous, ainsi que des herbes des genres *Panicum, Andropogon* et *Hypparhenia*; les Musacées (bananiers et ravenales); les eichhornies et les Orchidées.

Les Dicotylédones comportent les Moracées (figuiers); les *Celtis*; les Nymphéacées (nénuphars), les Anonacées (dont l'ylang-ylang); les Lauracées (avocatiers); les Bégoniacées (bégonias), les Malvacées (fromagers, baobabs, cacaoyers, kolatiers); les Euphorbiacées (hévéas, manioc); les Rutacées (oranges, citrons); les Térébinthacées (manguiers); les Méliacées (acajou), les Rosacées (parinari); les Mimosées; les Cæsalpiniées; les Cassiées (flamboyant); les Papilionacées; les Combrétacées *(Terminalia* et *Combretum)*; les Rhizophoracées (palétuviers de la mangrove); les Ébénacées; les Apocynacées (frangipaniers); les Convolvulacées; les Solanacées (piment, tabac); les Népenthacées (plantes carnivores); les Verbénacées (teck, *Avicennia* de la mangrove); les Rubiacées (caféiers et quinquina); et les Composées (herbes, arbustes, lianes et arbres).

On peut dire que la flore tropicale est composée soit de familles exclusivement tropicales, soit de familles cosmopolites, certaines familles faisant défaut. Le développement des formes ligneuses par rapport aux formes herbacées est spectaculaire; pour certaines familles il est de dix à cent fois supérieur, voire exclusif.

La structure générale de la forêt dense et humide est caractérisée par la présence d'une végétation luxuriante, sans variation annuelle importante, riche en arbres, lianes et épiphytes, et pauvre en strate herbacée. Cette forêt comprend :

— la strate arborescente supérieure, haute de 40 à 50 m, formée des cimes qui constituent la voûte bien individualisée; les fûts droits comportent des contreforts; les espèces qui atteignent cette voûte sont héliophiles;

— la deuxième strate est composée d'arbres encore très élevés dont les cimes arrivent en dessous de la voûte arboricole;

— la troisième strate est composée d'arbres beaucoup plus petits qui sont ombrophiles;

— la quatrième strate est composée d'arbustes;

— la cinquième strate, ou strate inférieure (sol), comporte quelques plantes herbacées rares qui se présentent souvent sous forme de touffes aux endroits ensoleillés;

— enfin, les lianes qui appartiennent à la fois au sol sur lequel commencent la germination et le cheminement de la tige, et également à la voûte où elles se ramifient et où apparaissent les feuilles et les fruits;

— et également les épiphytes qui s'étagent selon les différentes catégories.

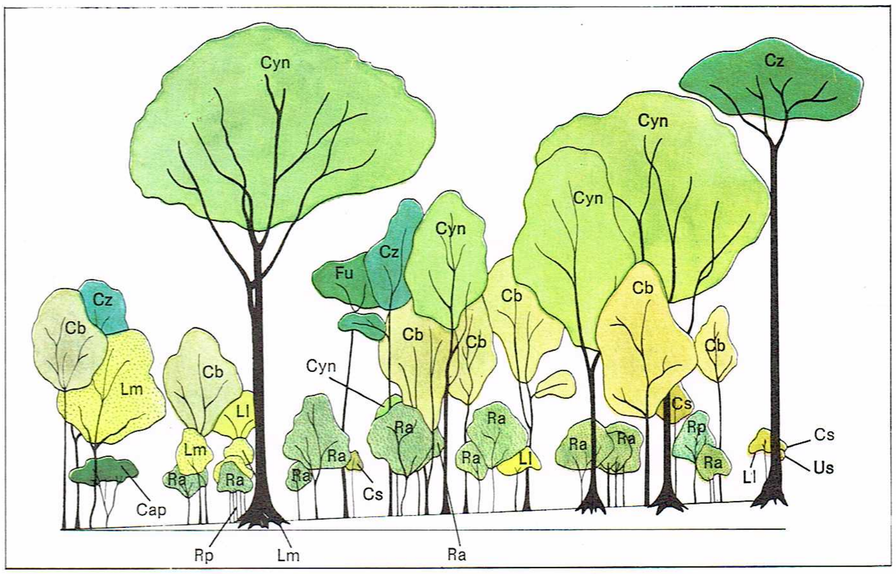
Les arbres des régions tropicales présentent une morphologie très particulière qui tend à une certaine convergence dans des familles très différentes. Les caractères particuliers affectent le port, c'est-à-dire le tronc, les ramifications, la présence des accotements (contreforts) et les racines.

Le port, et en particulier la taille, reflète la lutte et l'adaptation à pousser en sous-bois sombre jusqu'à la voûte et la lumière. Les troncs majestueux et droits ne présentent des branches que dans la partie supérieure, le tronc, haut de 20 à 45 m, restant simple. Les branches, en nombre réduit, sont très épaisses à la base, atteignant 20 à 40 cm de diamètre pour des fûts de 40 à 45 m; chez certaines espèces, les ramifications sont très réduites. La cime se présente, tantôt en dôme, tantôt en parasol largement étalé, à frondaison large et apicale. Les contreforts sont bien développés chez les grands arbres et peuvent avoir plusieurs mètres de haut, ou par contre, être bas, sinueux et étendus horizontalement; ils sont indispensables pour soutenir les grands arbres car le système de racines est très réduit.

Les racines des arbres tropicaux sont généralement très courtes, mais on rencontre différentes adaptations aux divers milieux écologiques comme les racines-échasses, les racines aériennes pendantes, les racines aérifères et les racines adventives extensives. Les racines-échasses se rencontrent souvent chez les plantes qui poussent en terre meuble ou marécageuse, souvent le long du littoral et des rivières. Les racines aériennes pendantes des branches, mais ne touchant pas le sol, existent chez de nombreux arbres et certaines lianes. Les racines aérifères sont présentes surtout chez les plantes qui poussent sur le sol marécageux, peu oxygéné, comme celui de la mangrove; il en est ainsi des racines des *Bruguiera* qui, après être sorties du sol, se recourbent et pénètrent de nouveau dans le sol, ou celles des *Avicennia* qui sortent comme de multiples bougies autour de l'arbre, au-dessus de l'eau. Chez certains figuiers, comme le figuier-banian et le figuier des pagodes, des milliers de racines adventives (et des anastomoses des branches) permettent à la plante de s'étendre sur une surface de plusieurs dizaines de mètres.

La croissance des arbres dans la forêt tropicale est généralement rapide. Le fromager s'accroît en épaisseur de 3 cm par an et d'environ 70 cm en hauteur; le bambou dans les bambuseraies a une croissance spectaculaire, ainsi que certaines espèces d'eucalyptus (vallée du Niari au Congo). Quand il se produit une trouée dans la forêt, les jeunes arbres pionniers de la forêt secondaire gagnent environ 1 m en quelques mois. Le plus souvent, la taille des arbres est très élevée; les plus grands, constituant la voûte arboricole, atteignent 30 à 50 m de haut; ainsi, les fromagers atteignent facilement 40 m, les Sapotacées encore plus, et ces tailles gigantesques leur permettent de bénéficier du maximum de lumière (arbres

▼ Représentation schématique d'une forêt pluviale en Ouganda; le schéma correspond à un relevé fait sur une surface de 61 m de long et de 7 m de large : 44 arbres de 4,6 m ou plus de haut. L'aspect et les proportions sont rigoureusement respectés : ***Cap,* Capparis afzeli; *Cb,* Celtis browni; *Cs,* Celtis spyauxis; *Cyn,* Cynometra alexandri; *Cz,* Celtis zenkeri; *Fu,* Funtumia elastica; *Ll,* Lepidoturus laxiflorus; *Lm,* Lasiodiscus mildbraedii; *Ra,* Rinorea ardisiaflora; *Rp,* Rinorea poggei; *Us,* Uvarioxis sp.**







T. Sacco

▲ *A gauche, dans les bambuseraies de la forêt tropicale, le bambou* (Bambusa arundinacea) *a une croissance spectaculaire. A droite, dans le sous-bois, on trouve des plantes qui se contentent de peu de lumière pour germer et croître ; les lianes, ici* Strophanthus hispidus, *appartiennent à cette catégorie.*

▼ *Exemples de plantes épiphytes :* Aechmea sp. ; Rhiposalis sp., *etc., sur les arbres d'une forêt brésilienne près de Rio de Janeiro.*

héliophiles). La dimension des feuilles est très variable suivant les familles et espèces, mais on remarque souvent que dans le sous-bois les feuilles sont plus grandes que dans la voûte arboricole.

Dans le sous-bois, on trouve des plantes qui se contentent de peu de lumière pour germer et croître : les lianes appartiennent à cette catégorie ; leurs tiges longues et non ramifiées, sans feuilles, s'allongent du sol à la strate supérieure où feuilles et fruits ont suffisamment de lumière pour se développer.

Les épiphytes sont innombrables, surtout en forêt tropicale humide. Les Lichens abondent, les Mousses sont mal représentées mais les Fougères sont innombrables. Ces dernières vivent soit sur des rochers humides, soit sur les troncs et leurs branches. Les épiphytes se développent selon des strates bien définies et comportent des faunes d'Insectes spécifiques selon la stratification. Les Orchidées sont très bien représentées à différents niveaux. Les Broméliacées à citernes (Amérique Latine) contiennent des collections d'eau qui servent au développement d'une faune spécifique.



T. Sacco

La faune

La faune forestière tropicale est abondante et surtout très diversifiée par suite des divers microclimats qu'on rencontre du sol jusqu'à la voûte et de la multitude des ressources alimentaires ainsi que des lieux de reproduction très variés liés à de nombreuses biocénoses. De nombreux groupes d'animaux ont peuplé les différentes strates de la végétation, dont certains très primitifs (blattes, termites, caméléons, Lémuriens, etc.) ont pu survivre et se diversifier à l'extrême, présentant une spécialisation très poussée. L'humidité atmosphérique, très particulière aux strates inférieures, a permis à certains groupes aquatiques ou semi-aquatiques de mener une vie terrestre ou partiellement terrestre, comme les sangsues et les grenouilles arboricoles, ces dernières faisant parfois des pontes sur les branches. L'étude rapide de la macrofaune et de sa stratification montre une richesse extrême des formes arboricoles, l'éthologie forestière sélectionnant les formes les plus aptes à vivre dans ce milieu.

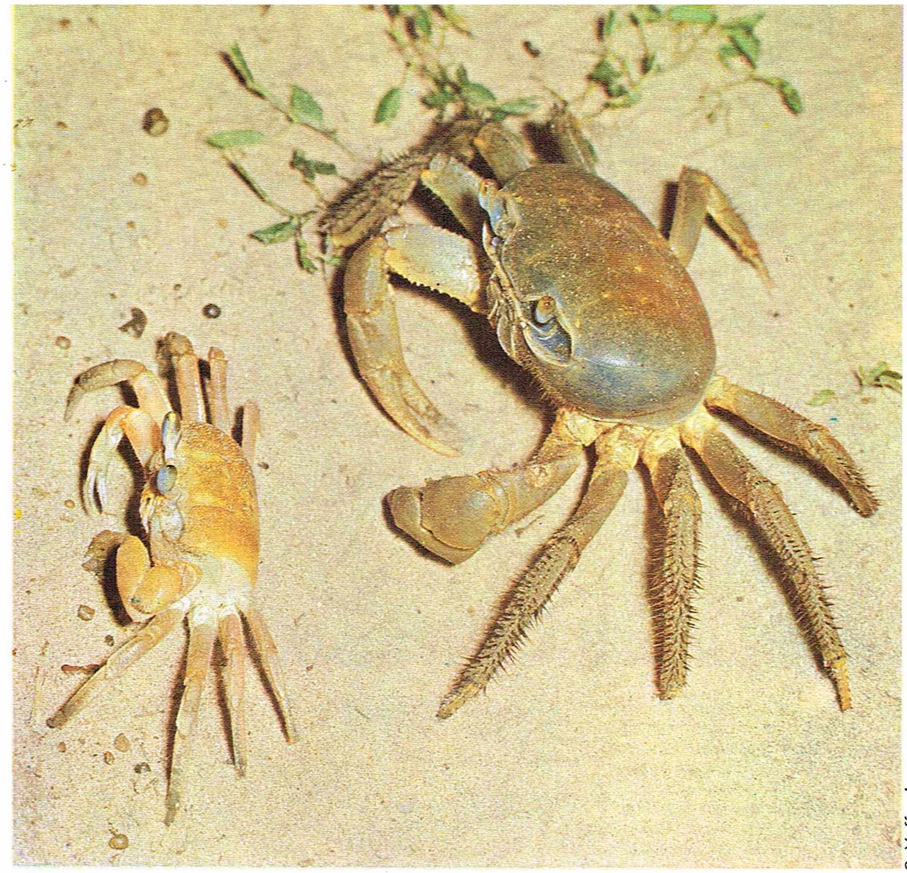
Étude des groupements

Le milieu très hétérogène de la forêt détermine une répartition et une activité spécifiques. Les facteurs les plus importants intervenant dans les groupements faunistiques sont représentés par la lumière et l'humidité des différents microclimats.

Parmi les groupements écologiques animaux, on peut distinguer : le groupement du sol et du sous-bois, branchages bas y compris, le groupement de la voûte arboricole, le groupement des clairières et des pistes, le groupement de la lisière.

— *Groupement du sol et du sous-bois*

Le groupement animal localisé au sol et à la strate arbustive est caractérisé, d'une part, par la faune du sol proprement dite, sol dont les caractères essentiels sont une structure plus ou moins compacte et une faible oxygénation, et, d'autre part, par la faune de la strate du sous-bois (strate arbustive). Les conditions écologiques de ce milieu sont extrêmement homogènes durant toute l'année et ne présentent que de très faibles amplitudes journalières. On peut noter que l'humidité varie du simple au double par rapport à la voûte arboricole, et que l'éclairement, extrêmement faible au sol, est d'environ 100 lux contre 100 000 lux à 45 m. La forte humidité de ce milieu permet la multiplication des formes à respiration cutanée, comme les Collemboles, et la présence des sangsues arboricoles. Les consommateurs primaires ont pour ressources alimentaires les substances végétales du sol (racines, tubercules, etc.), la base des troncs, des tiges, des feuillages, fruits et graines tombés sur le sol, différents débris végétaux, Champignons, feuilles mortes, etc. Le régime des consommateurs primaires dans ce milieu pauvre en feuillage est typiquement microphage, saprophage, xylophage et nécrophage.



S. Yoff - Jacana

▲ ***la macrofaune des forêts tropicales est composée d'animaux de taille relativement grande, tels ces crabes d'eau douce du Congo*** **(Cardisoma armatum),** ***qui creusent des terriers jusqu'à la nappe aquifère.***

Les consommateurs secondaires sont relativement bien représentés dans ce milieu.

La microfaune (individus de moins de 0,2 mm) est formée par des animaux qui, ayant besoin de beaucoup d'humidité, vivent dans des interstices (faune interstitielle). Ce sont surtout des Protozaires, des Vers Nématodes, des Rotifères. Cette faune est souvent reviviscente (Rotifères) ou présente des kystes et des œufs résistant à la dessiccation. La mésofaune comprend des animaux de petite taille (0,2 à 4 mm) qui ont besoin de l'humidité pour respirer; citons les Acariens, les petits Myriapodes, des larves et adultes d'Insectes de petite taille, comme les termites et les fourmis, les Collemboles, les Diploures et les Thysanoures. La macrofaune est composée d'animaux de taille relativement grande (4 mm à 80 mm) et comporte des Vers Annélides Oligochètes, des Mollusques, des Péripates, des Acariens et des Araignées, des Crustacés (Isopodes et Amphipodes), des Myriapodes et des Insectes. La mégafaune comporte les animaux de taille plus importante (80 mm à 1,50 m) qui creusent des terriers et remontent des matériaux des profondeurs à la surface. Certains creusent des terriers jusqu'à la nappe aquifère, comme les crabes d'eau douce du Congo *(Cardisoma armatum),* ou des terriers dans l'eau saumâtre de la mangrove, comme les crabes *Cardisoma carnifex, Sesarma* et *Gelasimus;* d'autres animaux, certains Insectivores et Rongeurs creusent des terriers en terre ferme.

T. Sacco

Pour leurs sources alimentaires, les animaux du sol tropical forestier, étant donné la pauvreté végétale et la faible oxygénation, dépendent en grande partie de la productivité de la voûte arboricole et de la strate végétale intermédiaire. Les interactions entre organismes sont surtout liées aux dégradations primaires des substances végétales mortes et à leur transformation en humus. Sur ce plan, le rôle des Collemboles et des termites humivores et lignivores est primordial. Les débris végétaux passent généralement par plusieurs animaux successifs, l'assimilation étant souvent très imparfaite; aussi, il se forme des associations par coprologie, chaque animal avalant les matières mélangées avec les excréments, n'assimilant qu'une partie déterminée de la nourriture, les débris végétaux passant ainsi par plusieurs tubes digestifs avant leur transformation définitive. Le groupement de ces animaux forme ainsi une biocénose très particulière où dominent les microphages, saprophages et coprophages.

La biomasse globale des animaux du sol de la forêt est très faible par rapport à celle des clairières et des savanes; elle est composée surtout de Protozoaires (Flagellés, Rhizopodes), Nématodes, certains parasites d'Insectes, comme les Gordiens, et d'autres parasites des plantes, Annélides, Mollusques *(Achatina, Vaginula),* Acariens, Pseudoscorpions, Opilions, Araignées, Crustacés (Isopodes), Myriapodes (Symphiles, Pauropodes, Chilopodes, Diplopodes), Insectes Aptérygotes (Protoures, Diploures, Thysanoures et surtout les Collemboles), Insectes Ptérygotes : termites, blattes, Orthoptères, Thysanoptères, Psocoptères, Coléoptères (Élatérides, Scolytidés, Carabiques, etc.), Homoptères, Hétéroptères (Réduves, en particulier les larves), Hyménoptères : fourmis (*Crematogaster, Anomma* appelées manians qui effectuent des razzias au sol et dans la strate arbustive), Diptères : larves de tipules, larves de moustiques dans différentes collections d'eau, larves de Psychodidés; pupes de glossines.

Les Vertébrés de la faune du sol d'une forêt primaire ou d'une vieille futaie secondaire sont peu nombreux en population et en espèces, mais très typiques de ce milieu. Ce sont des serpents comme les pythons et les vipères, des lézards, des Amphibiens, des Oiseaux marcheurs granivores (pintades de forêt) ou des Oiseaux insectivores, quelques Rongeurs, ratels, pangolins, oryctéropes, buffles de forêt, hylochères (fouillant peu le sol), quelquefois des potamochères et des bongos (Tragelaphinae); on trouve aussi des Primates terrestres comme le mandrill, le gorille et le chimpanzé. Dans les forêts secondaires, caractérisées par la présence des pistes, des clairières et d'une végétation secondaire, la faune des Mammifères au sol est beaucoup plus abondante et variée. On note l'apparition de nombreux Rongeurs terricoles : Muridae, qui comprennent des rats variés comme le *Thamnomys,* le rat de Gambie, *Lophiomys, Oenomys, Mastomys,* des Thryonomyidae *(Thryonomys),* Hystricidae (athérure ou « porc-épic »); de petits Carnivores : civettes, genettes, nandines.

Avec le développement des hautes futaies secondaires et la multiplication des ressources alimentaires (graines, fruits), on voit apparaître un nombre important de grands Mammifères terrestres; on note ainsi au sol la présence typique des Cephalophinae (céphalophes, tragélaphes, guibs l'eau), des buffles de forêt, des potamochères, éléphants, pangolins et une plus grande abondance des Rongeurs, ainsi que celle des Carnivores : ratels, poianes, léopards *(Panthera pardus),* chats dorés, etc.

La végétation de la strate du sous-bois recevant plus de lumière que le sol, le milieu présente des oscillations de température et d'humidité plus marquées. L'abondance relative des tiges, des plantes herbacées et ligneuses (arbres et lianes), du feuillage sombre et coriace des plantes ombrophiles, des Fougères et des épiphytes, permet le développement d'une faune variée mais peu diversifiée riche en éléments frondicoles. La faune comporte des éléments microphages, phytophages et des prédateurs, ce qui lui donne un équilibre écologique malgré l'indice de diversité relativement faible pour la faune frondicole. La pénétration de la lumière provoque, avec les modifications et les déplacements verticaux des microclimats, un rythme nycthéméral très marqué pour certains de ces éléments : Insectes vivant sur les feuilles le jour, se raréfiant ou se cachant ailleurs la nuit. Les formes les plus adaptées au sous-bois ont une activité diurne et nocturne presque continue avec de faibles interruptions; par contre, les formes moins inféodées à ce milieu présentent un rythme nycthéméral accentué et des migrations nycthémérales plus ou moins importantes.

Dans cette strate, sur les troncs d'arbres intacts, la faune est relativement pauvre, composée d'Araignées coureuses et prédatrices, d'Insectes Aptérygotes, de blattes et termites, de Coléoptères, Orthoptères, Homoptères, Lépidoptères et de Diptères, ces derniers bien représentés en Tipulides, Culicides (*Anopheles, Uranotaenia, Mansonia, Aedes, Culex,* etc.), parfois de glossines et de quelques Mollusques. Cette faune des troncs d'arbres est caractérisée par des Insectes à régimes microphage, xylophage et prédateur, de même que par des Insectes qui se reposent sur le tronc et ses contreforts, en particulier les Diptères : Tipulides, moustiques, Psychodides, dont certains, hématophages, digèrent leur repas sanguin. Par sa composition, la faune de la partie basse des troncs d'arbres a beaucoup d'analogies avec celle du sol; l'une et l'autre ont d'ailleurs certains éléments en commun.

Par contre, la faune des arbres mutilés (cerclés, brûlés, etc.) et celle des arbres abattus est très différente de la précédente. Ces arbres sont habités par de nombreux



Ph. Frederic - Jacana

▲ ***Le groupement arbustif est caractérisé, notamment, par des fourmis œcophylles (Oecophylla), tisseuses de feuilles, dont les fourmilières sont suspendues.***

Coléoptères xylophages qui font des galeries dans le bois, parfois avec culture de Champignons comme les Platypodides et Scolytides, d'autres se nourrissant aux dépens de ces troncs, à l'état adulte ou larvaire, comme les Lyctides, Bostrychides, Scolytides, Platypodides, Cérambycides, Buprestides, etc., certains de ces groupes étant plus ou moins corticoles. Sous l'écorce, on trouve une faune différente suivant les espèces végétales et le degré d'humidité et de pourrissement. Citons les phrynes (Amblypyges), les grillons, des Coléoptères avec des formes prédatrices (Carabiques et staphylins), des Thysanoures, faune qui devient beaucoup plus riche avec une écorce plus humide et plus pourrie qui s'enrichit en Myriapodes, Diploures, Thysanoures, blattes, Dermaptères, Zoraptères et une faune diversifiée de Coléoptères.

Le groupement arbustif proprement dit comporte des espèces frondicoles et prédatrices : Araignées, Blattidés, Mantides, Grillides, Coléoptères, Homoptères (Cicadides), Hémiptères (punaises), Hyménoptères. Ce groupement est caractérisé surtout par l'abondance des fourmis frondicoles carnassières comme les crématogasters, qui bâtissent leurs nids sphériques sur les branches et les lianes, et par ailleurs par les fourmis œcophylles, tisseuses de feuilles, dont les fourmilières sont suspendues; ces fourmis extrêmement agressives vivent en petites colonies.

On peut conclure que la strate arbustive, représentée par des régimes variés, en particulier par des phytophages, présente un équilibre écologique avec une diversité relativement faible.

— *Groupement de la voûte arboricole*

Ce groupement est caractérisé par les Arachnides et des Insectes appartenant à deux catégories principales : les saproxylophiles et les frondicoles; il comporte également des Vertébrés arboricoles adaptés à ce milieu.

Les Arthropodes saproxylophiles vivent dans l'humus accumulé sur les branches plus ou moins horizontales, et dans l'humus qui se trouve à la base des épiphytes (surtout à la fourche des branches). L'humus aérien constitue un sol effectif et son épaisseur peut atteindre plusieurs centimètres. La faune des épiphytes est très voisine, parfois identique pour certaines espèces, de celle du sol forestier. Elle comprend des Aptérygotes (Collemboles et Thysanoures), des termites, de petites blattes et de nombreuses familles de Coléoptères, certaines saproxylophiles et phytophages, d'autres prédatrices. Elle comporte, d'autre part, des Annélides (Oligochètes), des Chélicérates (opilions), des Araignées et des Myriapodes (iules).

La faune des Insectes corticoles de la voûte arboricole, Insectes qu'on trouve sous l'écorce en voie de pourrissement, est caractérisée par la présence d'Embioptères, Isoptères, et Coléoptères (Buprestides, etc.). Les épiphytes peuvent jouer un rôle dans la remontée des Insectes du sol vers la voûte, en formant des relais entre ces deux biotopes.

Les animaux vivant dans les feuillages (frondicoles) sont surtout des Arthropodes comprenant des éléments plus ou moins sédentaires (Collemboles, Araignées, etc.), ainsi que des éléments plus mobiles (Mantides, Carabiques, etc.). Le groupement de la voûte présente une grande diversité en ordres et familles : citons les Araignées (Salticides, Thomisides, etc.), des Crustacés Isopodes, des Collemboles, des termites, des blattes, des Mantides, des Phasmoptères, différents Orthoptères (Pseudophyllides, Conocéphalides, Grillides, etc.) ; des Planipennes, Psocoptères, Embioptères, Coléoptères (Bruchides, Chrysomélides, Galérucides, Hélodides, Carabiques, etc.), des Hyménoptères : de nombreuses fourmis dont les œcophylles, des Lépidoptères, des Diptères (Tipulides et moustiques, etc.), ce milieu étant très fréquenté parfois par des Insectes hématophages (Cératopogonides et *Chrysops*).

La faune nocturne de la voûte est beaucoup plus riche que la faune diurne et présente une grande diversité : elle comporte une ou deux centaines d'espèces différentes ou plus. Cette faune est attirée par la lumière d'une lampe de chasse sur un drap blanc. Elle est composée en particulier de blattes, d'Orthoptères (sauterelles vertes variées), de Dermaptères, de Trichoptères, d'Hémiptères, d'Homoptères, et de nombreuses familles de Coléoptères, ainsi que de fourmis ailées (sexuées), de nombreux Lépidoptères et Diptères (Chironomides, Tipulides et moustiques). La faune des Insectes frondicoles de la voûte est caractérisée par une extrême abondance de phytophages et une population relativement pauvre en prédateurs (Mantides, Carabiques). Les régimes alimentaires des Insectes de la voûte sont très diversifiés, comportant des phyllophages (Galérucides, différents Orthoptères), des floricoles (Coléoptères Lycides), des séminivores (Bruchides), des xylophages (Cérambycides, Platypodides), des microphages, des gallicoles, des entomophages, des hématophages et des prédateurs. Cette faune, caractérisée par l'abondance des phytophages, semble montrer un excédent important de ces derniers par rapport aux prédateurs (Arachnides, Insectes et Oiseaux insectivores), d'où une importante chute de cadavres sur le sol forestier où ils sont consommés; cet excès permet aussi de nourrir les Oiseaux migrateurs de la région paléarctique et des zones sahéliennes dont certains migrent en forêt, sans préjudice pour les Oiseaux sédentaires de la forêt. Cet excédent provoque donc un déséquilibre très caractéristique de la voûte de la forêt tropicale, s'opposant à l'équilibre réalisé au niveau de la strate arbustive; la cause de cet excédent réside dans l'exubérance du feuillage due à l'éclairement, feuillage qui persiste pratiquement toute l'année.

Dans la forêt primaire parmi les Vertébrés, les formes arboricoles sont surtout représentées par les Reptiles, les Amphibiens, les Oiseaux, par une population de Rongeurs comprenant en particulier les Anomaluridae (écureuils volants), et par des Primates arboricoles (colobes, cercopithèques et cercocèbes).

En forêt secondaire, les populations varient suivant la structure et la physionomie de la végétation. Dans une forêt jeune, à brousse basse et à jeunes futaies, correspondant à l'emplacement des anciennes plantations abandonnées de palmiers à huile, de bananiers et d'ananas, etc., on remarque une flore plus ou moins analogue à celle des clairières qui attire de nombreux animaux arboricoles; cette faune est représentée par des lérots, des écureuils palmistes, des écureuils pygmées, des écureuils planeurs, etc., de nombreux Chiroptères, des Carnivores bon grimpeurs (civettes, genettes) et des singes sédentaires ou visiteurs saisonniers, tous ces animaux étant répartis entre les étages supérieur et inférieur. Dans la forêt secondaire ancienne, à hautes futaies, l'abondance des ressources alimentaires (graines, fruits) fait de ce milieu un domaine d'élection pour les grands Mammifères terrestres, aussi bien que pour un grand nombre d'espèces arboricoles.

Parmi les espèces arboricoles, on trouve à l'étage inférieur de nombreux Sciuridae (petits et grands écureuils) et de nombreux *Funisciures*. A l'étage moyen ou supérieur, on trouve des espèces arboricoles typiques : les anomalures (écureuils planants), les damans et de nombreux Chiroptères qui trouvent refuge surtout dans les grands arbres; les Microchiroptères sont représentés, en particulier, par les genres *Mops, Eptesicus, Pipistrellus,* à régime essentiellement insectivore; les Mégachiroptères, frugivores, comprennent de nombreuses roussettes, etc.; les Primates arboricoles comprennent des Lémuriens (potto, galago) et des singes (colobes, cercopithèques et cercocèbes).

La population des Oiseaux se répartit entre la strate arbustive et moyenne et, d'autre part, la voûte. Dans la



Bruce Coleman - Des et J. Bartlett

◀ *Un exemplaire d'une des très nombreuses espèces de perroquets vivant dans les forêts tropicales ; ces animaux sont caractéristiques de la faune aviaire dans la voûte arboricole.*

strate arbustive et moyenne vivent des Oiseaux surtout grimpeurs tels que les Picidés (pics) se nourrissant d'Insectes xylophages ou d'Insectes fréquentant ce milieu. Dans la voûte arboricole, on trouve, par contre, beaucoup de polyphages, frugivores, granivores, insectivores, etc. Citons les Columbidae (pigeons), les Musophagidae (touracos), les Alcedinidae (martins-pêcheurs), les Bucerotidae (calaos), les Pittidae (brèves), les Pycnonotidae (bulbuls), les Muscicapidae (Turdinés, Timaliinés, Sylviinés, Muscicapinés), les Picnonotidae (Passereaux à espèces typiquement forestières), les Ploceidae (tisserins, bengalis), et les Psittacidae (perroquets). Les Oiseaux qui vivent dans la voûte sont en général brillamment colorés, contrairement à ceux du sol et de la strate arbustive, généralement de couleur terne. Les Oiseaux qui fréquentent l'espace au-dessus de la voûte arboricole sont peu nombreux en raison de la pauvreté du plancton aérien ; leur régime est surtout phytophage ou mixte, comportant la nourriture fournie par les arbres et celle fournie par les Insectes.

— *Groupement des clairières et des pistes*

Les clairières de la forêt dense humide sont caractérisées par l'existence d'une flore à éléments héliophiles, avec une strate herbacée plus ou moins dense ; la stratification de la végétation est très peu développée du fait que toutes les plantes sont héliophiles. Les clairières, dues à un déboisement plus ou moins ancien (cultures abandonnées, implantations de villages, exploitations forestières, aurifères ou diamantifères), comportent des vestiges forestiers, certains arbres n'ayant pas été abattus pour des raisons économiques ou des croyances religieuses. Les clairières présentent un aspect chaotique de souches ou de troncs d'arbres abattus. Dans ces clairières, on trouve parfois des vestiges d'anciennes plantations comme celles des palmiers à huile, arachides, etc., qui peuvent attirer une faune particulière.

Les pistes et saignées plus ou moins larges qui parcourent la forêt représentent, au point de vue de la végétation et du microclimat, des prolongations de clairières, bien éclairées, possédant un tapis de plantes herbacées et certaines plantes caractéristiques : Zingibéracées *(Aframomum, Costus)*, Maranthacées *(Thaumatococus)*, Commélinacées *(Palisota hirsuta)*.

La faune des clairières annonce celle des savanes arborées humides, caractéristiques des milieux ouverts. Citons les Annélides Oligochètes, les Arachnides dont de nombreux Acariens et Araignées, les Myriapodes, et pour les Insectes : des Trichoptères, Odonates (æchnes, libellules, lestides, Agrionides), termites, Psocoptères, Thysanoptères, Orthoptères (Grillides, Conocéphalides, Acridides), Homoptères (Cicadides, Aphides), Névroptères (Planipennes), Coléoptères (Passalides, Anthribides, Lycides, Chrysomélides, Dermestides, Élatérides, Curculionides, Méloïdes, Cérambycides, Clérides, Séricides, Lampyrides et Carabiques) ; de nombreux Lépidoptères (Lycénides, Nymphalides, Psychides, Hespérides, Limacodides, Saturnides, Sphingides et Piérides) ; des Hyménoptères (fourmis *Anomma*, crématogasters, œcophylles, Braconides, Ichneumonides, etc.) ; des Hétéroptères (Réduvides, Coréides, Pentatomides, etc.) ; des Diptères (Tachinides, Asilides, glossines, Mycétophilides, Syrphides, drosophiles, tipules, moustiques, simulies, Cératopogonides, Psychodides). Le groupement de la clairière comporte aussi des Mollusques Gastéropodes (achatines), des serpents bien représentés par les espèces du sol (pythons, Vipéridés), ainsi que des lézards Agamidés. Les Amphibiens sont diversifiés, représentés par des crapauds localisés au sol et des grenouilles à régimes variés.

Les Oiseaux des clairières reflètent très bien le biotope de ce milieu. Les clairières marécageuses sont riches en espèces aquatiques et semi-aquatiques comprenant des Ardéiformes (hérons) et des Coraciadiformes (martins-pêcheurs). Les clairières abritent en général des Oiseaux spécifiques au milieu ouvert, et également des Oiseaux de la forêt environnante, attirés par les ressources alimentaires. Comme les Graminées sont l'élément dominant de la végétation, on y rencontre d'importantes populations de granivores et des Oiseaux qui s'installent en général près des habitations humaines, l'habitat ordinaire de ces Oiseaux étant la savane. Les visiteurs occasionnels comprennent des Cuculidae, Corvidae (corbeaux), Falconidae (milans et autres rapaces), et des hérons gardes-bœufs *(Bulbucus ibis)* attirés surtout par les prairies humides et par la présence du bétail. L'avifaune des villages abandonnés et des cultures voisines en friche (palmiers à huile, maïs, manioc, etc.) est très riche en Ploceidae (Passereaux) comprenant de très nombreux tisserins et des mange-mil *(Quelea)*, des Astrildes, spermestes et négrettes ; ces clairières comportent aussi divers Turdidae (grives, traquets, etc.), des Columbidae (turturs), Pycnonotidae (bulbuls) et, dans l'espace aérien, on remarque des Hirundininae (hirondelles, martinets). Les nids des tisserins sont très caractéristiques de ces milieux : ils sont construits en général sur l'aire du village, sur les branches des palmiers à huile, en très forte densité.

Les clairières et les aires cultivées près des agglomérations constituent un pôle d'attraction pour de nombreux animaux petits et grands : chauves-souris, Insectivores, Rongeurs, Ruminants, porcins et Carnivores. Parmi les Insectivores, citons les musaraignes qui peuvent fréquenter les habitations humaines, pour les Rongeurs des écureuils planants qui s'installent sur les arbres de la clairière d'où ils descendent le soir en vol plané, de nombreux Muridae dont les rats *(Rattus rattus, R. norvegicus)*, des souris *(Leggada musculoides, Mus musculus)* et d'autres Rongeurs comme les *Mastomys, Praomys*, etc. Les rats peuvent être très nombreux dans les touffes de bambous où ils s'installent pour faire leurs nids. Les Rongeurs terrestres et arboricoles sont caractérisés par des nids construits au-dessus du sol dans la végétation et une nourriture à base de Graminées, de plantes cultivées et de détritus. Pour les chauves-souris, certains Microchiroptères (insectivores), installés en clairière,

▼ *Les pistes et saignées plus ou moins larges qui parcourent la forêt (ici une forêt pluviale équatoriale au Brésil) représentent, au point de vue de la végétation et du microclimat, des prolongations de clairières, bien éclairées.*



T. Sacco



T. Sacco

▲ *L'influence de l'homme sur la végétation s'exerce notamment par l'introduction et la culture de plantes alimentaires* (**Musa paradisiaca**, *à droite, en lisière de forêt*) *et l'arboriculture* (**Carica papaya**, *à gauche*).

gîtent dans les maisons, sous les toits. Il faut signaler, à ce sujet, que de nombreux rapaces (hiboux, chouettes) laissent dans les greniers des « pelotes » de déjection comprenant des excréments, des crânes et os des victimes (Rongeurs, chauves-souris, Oiseaux, etc.). De nombreuses chauves-souris se réfugient le jour dans les boisements voisins, en particulier dans la forêt vierge des îles qui parsèment les fleuves, d'où elles sortent au crépuscule, notamment les Mégachiroptères (roussettes), formant parfois des bandes de milliers d'individus, pour aller chercher leur nourriture dans les arbres fruitiers (manguiers, cocotiers, etc.), alors que les Microchiroptères insectivores chassent surtout dans les clairières.

La clairière et les anciens emplacements culturaux attirent aussi de gros animaux : les buffles de forêt, de nombreux céphalophes forestiers, les tragélaphes, potamochères, éléphants de forêt, et des Carnivores : civettes, genettes, et surtout des léopards (panthères) qui, la nuit, s'attaquent aux cabris et chiens du village. Les cultures d'arachides sont particulièrement recherchées par les Bovidés, les plantations d'ananas par les éléphants, le manioc par les potamochères et les bananiers par une pléiade d'animaux dont les éléphants et les singes (chimpanzés, gorilles, etc.).

Les chaînes alimentaires des clairières sont caractérisées par la richesse de la faune à régimes variés : microphages, saproxylophages, granivores et phytophages en général, avec une relative pauvreté en floricoles et frugivores, ainsi que la présence de nombreux prédateurs (Araignées, Insectes, Reptiles, Amphibiens) qui font de ce milieu un biotope équilibré. Il faut noter que l'évolution saisonnière de la clairière est très marquée et que la faune présente d'importantes variations nycthémérales et saisonnières en raison de nombreux éléments héliophiles qui effectuent des déplacements en fonction des variations micro-climatiques.

— *Groupement de la lisière*

Ce groupement comporte beaucoup d'espèces frondicoles et floricoles communes à la forêt, ainsi que des phytophages et des Carnivores prédateurs, présentant une grande diversité d'espèces héliophiles. De nombreux éléments de ce groupement peuvent le quitter, soit par le sol pour aller en clairière, soit par vol le jour ou la nuit. La faune des Insectes est très riche et écologiquement bien équilibrée. Les Reptiles et les Amphibiens comportent de nombreuses formes arboricoles. Les Oiseaux sont répartis sur différentes strates et font des incursions en clairière (insectivores) ou sur des surfaces aquatiques, proches des lisières. Les singes fréquentent les différents niveaux et pénètrent dans les plantations où ils sont piqués par des moustiques inféodés à ces milieux particuliers (par exemple *Aedes simpsoni* qui se reproduit dans les ananas) ; ces singes, véritables réservoirs de virus, peuvent infecter les moustiques avec des virus forestiers comme le virus amaril (fièvre jaune). Ces moustiques des clairières sont ainsi l'intermédiaire entre le singe et l'homme pour l'infection de ce dernier.

L'influence de l'homme sur la végétation et sur la faune qu'il détruit ou qu'il fait fuir, s'exerce par son implantation en forêt, l'utilisation de cette dernière, l'ouverture des pistes, des axes routiers, l'exploitation forestière, et la création de clairières pour les cultures familiales ou de vastes cultures industrielles. Cette influence se marque par l'introduction et la culture des plantes alimentaires (ananas, bananiers, manioc, etc.) et autres plantes vivrières, l'arboriculture (papayers, citronniers, cocotiers, palmiers à huile, manguiers, etc.) ou bien par la culture de la végétation à usage technique (utilisation des Graminées pour la confection des toits en chaume, des clôtures tressées, divers ustensiles). D'autres plantes sont cultivées pour le plaisir comme le tabac ou bien à des fins médicales ou magiques (comme le poison d'épreuve).

Agissant sur la végétation et la flore, l'homme, en débroussant à la machette, à la hache et par le feu (brûlis), crée des clairières qu'il abandonne après quelques années d'utilisation pour recommencer ailleurs la même opération. Au cours de ces défrichements, certaines plantes sont respectées comme les arbres utilitaires (palmiers à huile) ou des arbres « tabous » sur lesquels vivent des chenilles comestibles, ou servant d'indicatifs climatiques, leur défoliation indiquant le moment propice à une culture saisonnière, ou bien des arbres « sacrés » entourant des tombeaux. A côté de la destruction intense de la forêt, et la création de clairières de plus en plus nombreuses, plus ou moins dégénérées en savanes, l'homme favorise l'extension des espèces héliophiles, en particulier, celle des grands arbres géants qui ne peuvent germer et s'imposer qu'en l'absence de la voûte arboricole.

Chaînes alimentaires et fonctionnement de l'écosystème

La forêt, par la diversité des aliments mis à la disposition des animaux, a permis le développement de chaînes alimentaires très complexes, comportant des régimes alimentaires très diversifiés, avec les catégories des phytophages (frondicoles, frugivores, granivores, etc.) jusqu'aux différents régimes des prédateurs. Le régime alimentaire détermine souvent des changements radicaux du biotope au cours des différents stades de développement (mode de vie aquatique ou terrestre), certaines larves menant une vie xylophage dans le bois et une vie libre à l'état adulte. Le régime alimentaire permet de classer les animaux et leurs stades de développement en plusieurs catégories écologiques :

— *les consommateurs primaires phytophages* qui constituent le groupe majeur, comportent les herbivores, les granivores, les mangeurs de racines, de tubercules et de rhizomes (Suidés forestiers), les phyllophages (mangeurs de feuilles), les xylophages (mangeurs de substance ligneuse), les frugivores (mangeurs de fruits), les saprophages, les saproxylophages (mangeurs de débris de bois et de déchets laissés par d'autres Insectes), les coprophages, les microphages, suceurs de sève, de nectar, de miel, etc. A cette catégorie appartiennent également les corticoles qui vivent et se nourrissent de bois dans l'écorce ou sous l'écorce, les mycétophages, les mycophages et les gallicoles (galles végétales) ;

— *les consommateurs secondaires* qui vivent aux dépens des premiers, sont soit des prédateurs carnivores, soit des hématophages, des entomophages, des omnivores, etc.

L'écosystème forestier tropical est caractérisé par une vitesse élevée de recyclage des éléments minéraux. De même, le cycle du carbone s'accomplit rapidement : dans une forêt du Ghana, par exemple, on a montré que la matière organique de la litière formée par les feuilles et les petits rameaux était décomposée au sol à raison de 1,3 % par jour, soit 465 % par an !

Grâce aux conditions climatiques générales, la photosynthèse est très active, ce qui conduit à une productivité brute élevée, mais la respiration étant aussi très importante, la productivité nette, malgré la luxuriance de la

végétation et sa biomasse élevée, n'est pas aussi forte qu'on pourrait s'y attendre.

Plusieurs travaux fournissent des valeurs très comparables entre elles pour la biomasse végétale et la productivité primaire. A Porto Rico, pour une forêt climacique, Odum (1971) indique une biomasse de 272 t/ha de matière sèche, une productivité brute de 100 t/ha/an et une productivité nette de 28,9 t/ha/an : la respiration des producteurs primaires dépense donc l'équivalent énergétique de 71,1 t/ha/an; la productivité nette de l'écosystème (PNE) est nulle, et l'accroissement en bois n'est que de 2,5 t/ha/an. En 1967, en Thaïlande, Kira et ses collaborateurs ont trouvé des valeurs semblables : une productivité brute de 124,4 t/ha/an de matière sèche, une productivité nette de 29,8 t/ha/an, et donc, une respiration des autotrophes correspondant à 94,6 t/ha/an.

Pour une forêt secondaire ancienne, au Ghana, la biomasse serait de l'ordre de 360 t/ha en poids sec et la productivité nette de 24 t/ha/an dont 1 t/ha/an pour le bois. En ce qui concerne le bois, une valeur de productivité nette de 2,5 t/ha/an, comme celle fournie par Odum (1971) pour Porto Rico, indique que le rendement forestier en bois est souvent du même ordre que dans certaines forêts à feuilles caduques de nos régions; toutefois, dans le cas de plantations en zone tropicale, les valeurs obtenues peuvent être beaucoup plus fortes et atteindre pour la productivité nette 50 t/ha/an pour une plantation à croissance rapide.

En prenant comme valeur moyenne de la productivité nette 20 t/ha/an, et en tenant compte de la surface couverte par la zone de forêts tropicales (soit environ 20 millions de km^2), on constate que la productivité de cette formation atteint 40 milliards de t/ha/an, soit plus de la moitié de l'ensemble de toutes les forêts du globe.

La complexité des réseaux trophiques, la grande diversité de la faune et les difficultés techniques de recherche réduisent les données relatives à la productivité secondaire de la forêt tropicale. Il suffit de rappeler qu'en Guyane anglaise, par exemple, on a dénombré 59 espèces de Mammifères et près de 20 000 espèces d'Insectes; or les pullulations de ces derniers peuvent être considérables et leur biomasse est alors très importante malgré leur petite taille individuelle. Il est cependant très difficile d'établir leur rôle dans l'écosystème. On ne possède souvent que quelques indications fragmentaires sur les animaux de la forêt tropicale : ainsi, au Ghana, on a estimé à 75 kg/m^2 la biomasse des Mammifères herbivores. La forêt tropicale constitue donc un écosystème particulièrement achevé, dont l'étude approfondie pourrait donner de précieuses indications sur les critères de préservation et d'utilisation optimales de ses ressources naturelles.

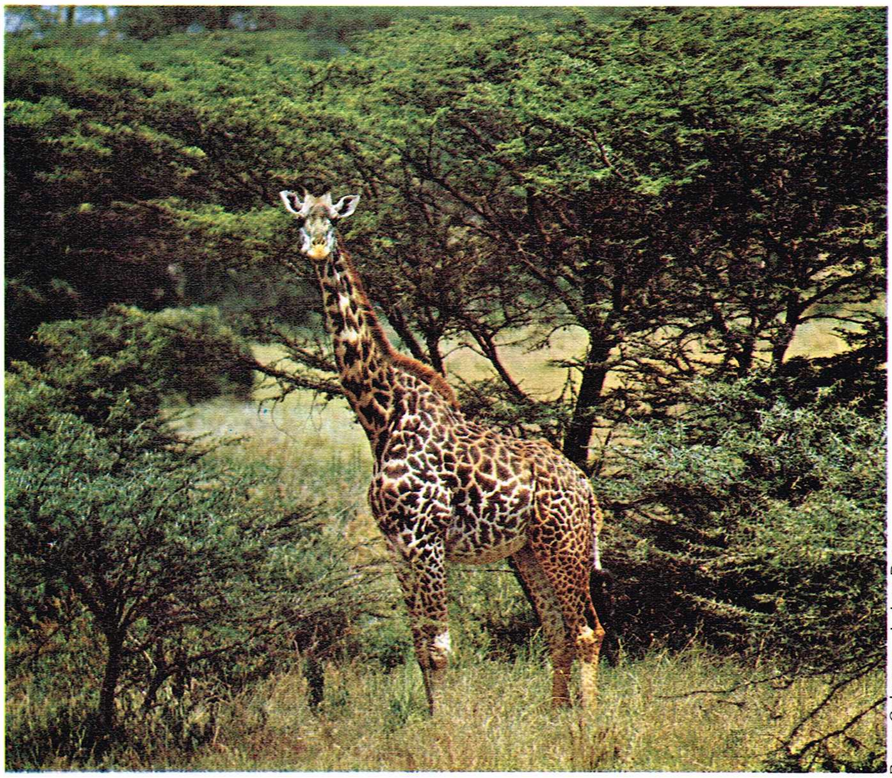
Les savanes tropicales

Le terme de savane a été employé pour la première fois par Oviedo, en 1535, pour les llanos du Venezuela. Il désigne des étendues herbeuses, tropicales, dont la strate herbacée est continue; les Graminées pérennes en sont les principaux constituants, représentées par un petit nombre d'espèces. Il s'agit d'étendues parsemées ou non d'arbres et d'arbustes à espèces relativement diversifiées. Les Graminées, herbes dures et rigides, ont une hauteur au moins égale à quelques décimètres et atteignent souvent plusieurs mètres; elles présentent une période de repos qui correspond à la saison sèche, après laquelle les herbes poussent très rapidement.

Au point de vue géographique, les savanes existent dans toutes les régions tropicales, basses ou montagneuses, humides ou sèches, et occupent d'immenses étendues (presque les 3/4 du continent africain). Elles sont voisines des formations forestières denses et humides (sempervirentes) ou plus ou moins sèches (forêts semi-sempervirentes ou caducifoliée, etc.). Leurs sols sont très variés, ferrugineux ou ferralitiques, souvent sur une cuirasse, ou sur sols hydromorphes.

La savane, constituée de Graminées à feuilles planes basilaires ou caulinaires et comportant en général un certain nombre de plantes ligneuses (arbustes et arbres), est brûlée annuellement. Les savanes sont classées schématiquement suivant le développement de la végétation ligneuse.

La *savane herbeuse* est uniquement herbacée; arbres et arbustes y sont en général absents; c'est le type des prairies campos d'Amazonie.



Bruce Coleman - L. Lee Rue

▲ ***La richesse de la strate herbacée, et la présence d'arbres et d'arbustes dispersés, favorisent, en savane, l'existence de nombreuses espèces d'Insectes et l'abondance d'animaux herbivores, de taille importante, telle cette girafe.***

La *savane arbustive* comporte des arbustes disséminés.

Dans la *savane arborée,* les arbustes et les arbres sont moyennement nombreux; les arbres forment un couvert léger et clair, de 6 à 8 m de haut.

Dans la *savane forestière,* les arbres sont plus grands et plus nombreux.

Si les couronnes des arbres sont subcontiguës, la strate herbacée se maintenant, on a alors une formation appelée « forêt claire ».

Origine et évolution des savanes

Les origines des savanes sont parfois difficiles à expliquer; elles sont d'ordres climatique, édaphique ou anthropomorphique.

— *Savanes d'origine climatique*

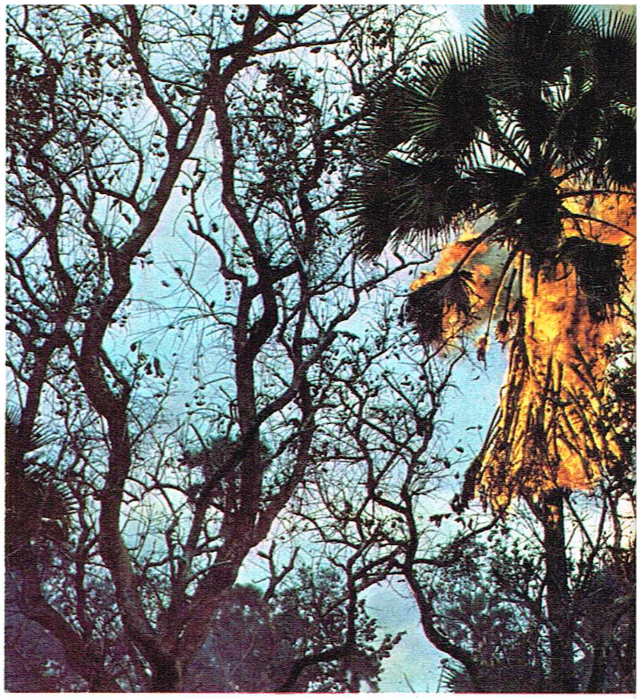
Cette origine serait due au fait que l'Afrique, à l'époque quaternaire, a connu une alternance de périodes humides pluviales et de périodes sèches, correspondant aux époques glaciaires et interglaciaires des régions tempérées et froides. Certaines des savanes actuelles constituent ainsi des reliques des régions sèches, restes climatiques des savanes septentrionales, qui avaient, à une époque plus sèche, une expansion beaucoup plus grande. Ces savanes ont favorisé l'installation de l'homme, dont les activités agricoles et les brûlis ont contribué à leur maintien dans des régions à vocation forestière. Cette thèse est confirmée par la présence de plantes témoins sous forme de vicariants de forêt dense restés sur place après les variations climatiques. La présence d'une cuirasse ferrugineuse, sous les actuelles forêts denses humides, plaide aussi pour l'existence ancienne d'une autre formation végétale correspondant à une longue période sèche. L'extension des savanes semble se faire rapidement dans les régions à saison sèche relativement prolongée, régions où elles auraient succédé à des forêts denses, semi-caducifoliées ou caducifoliées, à la suite de déboisements intenses et du maintien de ces nouvelles formations par les feux annuels. Les régions de l'ouest de Madagascar sont un exemple significatif de ce processus.

— *Savanes d'origine édaphique*

Ce sont des savanes situées sur des sols pauvres, généralement sablonneux, à rétention faible pour l'eau (savanes des plateaux batékés du Congo); ces sables sont soumis à une action du climat tropical peu humide, avec une longue saison sèche de trois mois ou plus. Les associations végétales, caractéristiques de ces savanes, se trouvent sur des sols sablonneux secs ou périodiquement inondés; cette écologie particulière permet d'expliquer leur stabilité.



T. Sacco



La Chaise

▲ *Ci-dessus, le très caractéristique arbre de la savane africaine : le baobab* (**Adansonia digitata**) *[au Kenya]*.

— *Savanes d'origine anthropomorphique, ou savanes secondaires*

Aubreville (1949), puis Schnell (1952) ont attiré l'attention sur l'action capitale exercée par les défrichements des forêts et les feux de brousse. La présence de très nombreux gisements de pierres taillées du Néolithique sur des collines nues témoigne de l'importance des populations humaines de cette période, qui, pour implanter des villages et des cultures, avaient peu à peu déboisé d'immenses régions de forêt humide. Ces régions sont actuellement peu ou pas du tout habitées, par suite de l'appauvrissement du sol dû à l'érosion.

En effet, c'est au cours de la période néolithique que l'homme a commencé à pratiquer l'agriculture et a provoqué ainsi le recul de la forêt. On trouve des vestiges de la présence humaine dans des régions très variées : les clairières en forêt d'Amazonie (vestiges de poteries), une multitude de gisements en Afrique, correspondant aux périodes néolithique et paléolithique, avec une accumulation énorme d'outils divers (pierres taillées, éclats), dans la vallée du Niari, à Madingou, Boko-Songho, Foati et Brazzaville, etc. L'existence des reliques forestières (bosquets et galeries forestières) ainsi que la présence de savanes plus ou moins jeunes et l'existence des coutumes indigènes prouvent que certaines régions appartenaient à la forêt et que certaines savanes actuelles, extrêmement appauvries, étaient cultivées jadis.

En résumé, on peut dire que les origines des savanes sont complexes, certaines étant dues au cataclysme glaciaire survenu il y a 20 000 ans (cause climatique), d'autres à l'action édaphique, d'autres, enfin, à l'action désastreuse de l'homme, en particulier à ses feux de brousse, en l'absence desquels la forêt pourrait se régénérer dans des régions à sol et climat propices. Par contre, les cultures intensives permettent l'établissement de savanes secondaires avec la formation d'une cuirasse ferrugineuse et la disparition définitive de la forêt.

La végétation des savanes

— *Strate herbacée*

La strate herbacée est caractérisée par quelques espèces de Graminées : *Loudetia, Andropogon, Hyparrhenia, Pennisetum, Imperata, Aristida,* etc., de hauteur variable, « l'herbe à éléphant » *Pennisetum purpureum* et *Imperata cylindrica* atteignant plusieurs mètres de haut. Dans les régions où la saison sèche est très longue, les herbes courtes et plus ou moins espacées donnent une physionomie de steppes, appelées pseudo-steppes, ou steppes soudano-sahéliennes, ou steppes sahéliennes à épineux. Les Graminées des savanes sont caractérisées par une xéromorphie plus ou moins prononcée, un appareil végétatif en touffes denses, un enracinement profond et d'abondantes semences. On peut citer comme exemples certaines savanes du Congo (Koechlin, 1961) à formations herbeuses variées. Un premier type comprend des Graminées cespiteuses à feuilles basses et des chaumes peu feuillés atteignant un mètre *(Trachypogon tholloni, Loudetia demeusii),* poussant sur les sols sableux, comportant un cycle végétatif court ; ces Graminées sont brûlées après la floraison et remplacées par des Dicotylédones à belle floraison en saison sèche, mêlées à d'autres Graminées. Un deuxième type est caractérisé, par contre, par une longue période végétative, le tapis étant constitué par de robustes et grandes Graminées *(Hyparrhenia)* dépassant deux mètres de haut et portant des petites feuilles tout le long des chaumes, formant une strate supérieure très dense, difficilement pénétrable, et comportant un cycle végétatif très long durant toute la saison des pluies ; avec la saison sèche, après les feux, le sol reste nu sans aucune plante.

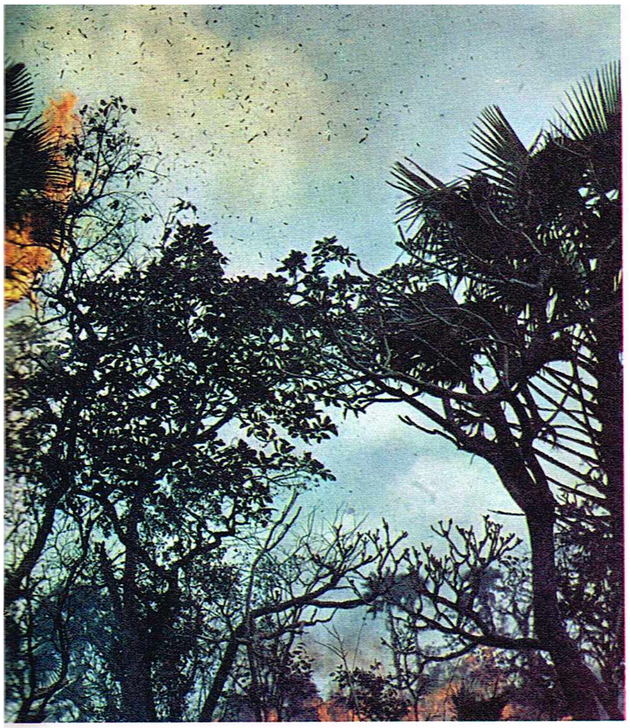
Pour les savanes de Côte-d'Ivoire, on peut citer deux types différents. Le premier, caractérisé par la Graminée *Imperata cylindrica,* formant une strate supérieure très élevée, présente très peu de plantes accessoires qui peuvent lutter avec cette plante, qui possède un pouvoir de bouturage extrêmement étendu ; de vastes étendues déboisées ont ainsi été envahies par cette herbe, introduite dans certaines régions par l'homme, qui l'a utilisée comme clôture de protection contre les animaux et pour la confection des toits de chaume ; les champs envahis par cette herbe sont abandonnés définitivement par les paysans, qui ne savent pas lutter contre sa multiplication. Pour le deuxième type, citons *Pennisetum purpureum,* Graminée ne gênant pas le paysan, qui continue à exploiter le terrain pour les cultures vivrières et l'élevage.

— *Strate arbustive et arborescente*

La flore ligneuse des savanes est composée d'espèces à caractères biologiques et morphologiques spécifiques de ces milieux. L'enracinement est très profond et solide ; les troncs sont courts, de forme irrégulière, plus ou moins tourmentés ; les dômes sont en couronnes étalées avec de nombreuses branches horizontales ; l'écorce, très souvent épaisse, comporte du liège qui protège la couche génératrice contre l'action des feux. Les arbustes comprennent quelques espèces caractéristiques de ces régions : *Maytenus senegalensis, Grewia villosa, Parinari macrophylla, Acacia atexantha, Calatropis,* et des arbres dont de nombreuses Légumineuses : *Acacia, Albizzia, Celtis,* des Combrétacées (surtout nombreuses dans les régions sèches), ainsi que d'autres arbres, comme les parkias, *Anacardium occidentale, Cordyla africana, Balanites aegyptica,* des manguiers dans des régions humides, des baobabs, de nombreux palmiers dont les rôniers ; certains arbres sont caractéristiques des savanes humides et des forêts claires, tels que les *Isoberlinia, Bachystegia* et *Julbernardia*.

Les arbustes et arbres des savanes sont, en général, caducifoliés, la chute des feuilles se produisant au début de la saison sèche, mais il existe des arbres qui gardent leurs feuilles pendant toute la saison sèche et peuvent servir d'abris pour les Insectes et les Oiseaux : *Acacia (Faidherbia) albida*.

En s'approchant de la forêt dense, les savanes prennent des aspects variés (savanes forestières et forêts sèches) ; le long des rivières et des ruisseaux, il existe des bandes forestières, d'une dizaine de mètres de large ou plus, qui prolongent la forêt et servent d'abris, en particulier pour la reproduction, à de nombreux Insectes, Reptiles, Amphibiens, Oiseaux et Mammifères.



◀ *L'utilisation intensive des feux de brousse exerce deux types d'actions, d'une part une action sur le sol, et d'autre part une action sur les végétaux; ici, un feu allumé sur des Palmiers rôniers, à Lamto, en Côte-d'Ivoire.*

L'action des feux de brousse sur la végétation

Chaque année, en saison sèche, de violents feux de brousse détruisent les parties aériennes de la végétation herbacée et endommagent les arbres; ces derniers, plus ou moins détériorés, deviennent noueux et difformes. Ces feux de brousse ont fait disparaître une grande partie de la végétation primitive, sélectionnant les espèces qui résistent aux feux. Les feux de brousse se pratiquent dans des régions qui présentent une saison sèche plus ou moins longue : la sécheresse facilite la combustion des plantes, tandis qu'en forêt le feu ne peut s'étendre que si l'humidité relative des matières inflammables est inférieure à 60 %.

L'incinération des savanes et des forêts claires est déjà signalée dans la Bible et remonterait à près de 600 ans av. J.-C. Ces feux sont cités par Virgile, le navigateur carthaginois Hannon (vers 500 av. J.-C.) et Vasco de Gama (1497). Les causes de ces feux peuvent être soit naturelles (foudre), soit provoquées par l'homme (volontairement ou involontairement). L'homme allume les feux pour des buts agricoles. Ainsi, le cultivateur arabe et le paysan africain les pratiquent pour l'élimination de la broussaille et la fertilisation du sol par les cendres, action de courte durée. Les feux de brousse sont allumés également par les éleveurs de bétail en Afrique et à Madagascar pour permettre une poussée précoce de l'herbe sur les sols couverts de cendre. Il en est de même pour la pratique de la chasse du gros gibier qui ne peut être poursuivie qu'en terrain découvert. Ces feux sont pratiqués aussi pour l'apiculture et la protection contre les animaux venimeux et hématophages (serpents, moustiques, etc.).

La rapidité de propagation de ces feux de brousse atteint, en savane herbeuse, une vitesse de 100 à 300 m/h avec un vent favorable. Les conséquences des feux avec un vent fort sont moins graves que celles des feux à cheminement lent, ces derniers provoquant des températures supérieures et de plus longue durée. L'intensité la plus forte est atteinte aux heures les plus chaudes, tandis que la rosée nocturne est capable d'éteindre les feux courants.

L'action des feux de brousse s'exerce, d'une part, directement sur le sol proprement dit, et d'autre part, sur les végétaux. La température de ces feux peut varier suivant la hauteur des herbes : 100 à 200 °C pour des herbes hautes de 40 à 60 cm, 700 °C pour des herbes atteignant 1 m et 800 °C pour les herbes de 1,50 m; cette température élevée peut détruire l'humus superficiel, modifier la vie microbienne et la résistance à l'érosion. En outre, l'action de la température diminue la densité fixatrice d'azote, notamment celle des aérobies. Il se produit également une réduction spectaculaire de l'ammonification. Ces phénomènes sont accompagnés par l'accroissement de la nitrification et l'augmentation parallèle du pH, dus à l'apport des cendres; cette richesse explosive des germes nitreux permet une libération brusque de l'azote nitrique, très assimilable, et l'accroissement temporaire de la fertilité du sol.

On observe une modification du faciès végétal par suite du cycle des incendies répétés. Il se produit une évolution de la flore vers un faciès pyrorésistant ou pyrotolérant avec une strate dominante d'espèces rhizomateuses et cespiteuses se substituant au tapis herbacé primitif. De nombreuses graines perdent leur faculté germinative, les rhizomes n'étant pas détruits. Certaines plantes herbacées échappent totalement à la destruction par le feu du fait que leur partie inférieure reste verte en saison sèche : c'est le cas de certaines Graminées *(Bracchara)* et Vitacées *(Cissus)* qui présentent après le passage du feu des îlots verts. Certaines Graminées cespiteuses possèdent des pousses qui demeurent intactes après le feu : les graines sont protégées par la touffe, dont la température intérieure est très basse par rapport à celle de l'air. Des espèces non cespiteuses sont calcinées, mais les organes souterrains ou au ras du sol sont épargnés. Les espèces annuelles sont entièrement calcinées, sauf les graines si elles ont été formées avant le passage du feu. Les plantes suffrutescentes, plantes vivaces à organes de persistance ou de réserve, acquièrent des types biologiques très particuliers comportant des souches souterraines extrêmement développées. Quant aux plantes ligneuses, elles sont relativement peu affectées par le feu; cependant leurs troncs peuvent présenter des blessures difficiles à guérir et qui se prêtent aux attaques intensifiées des Insectes.

En conséquence, les feux de brousse provoquent un appauvrissement spectaculaire du sol, avec une érosion éolienne très poussée; la diminution de l'humus provoque une baisse du pouvoir de rétention de l'eau par le sol. Les feux répétés conduisent à une colonisation du terrain par des Graminées rhizomateuses et cespiteuses, dont la densité décroît annuellement, pour aboutir à un faciès végétal en touffes, formant un microrelief qui favorise l'érosion.

La faune des savanes

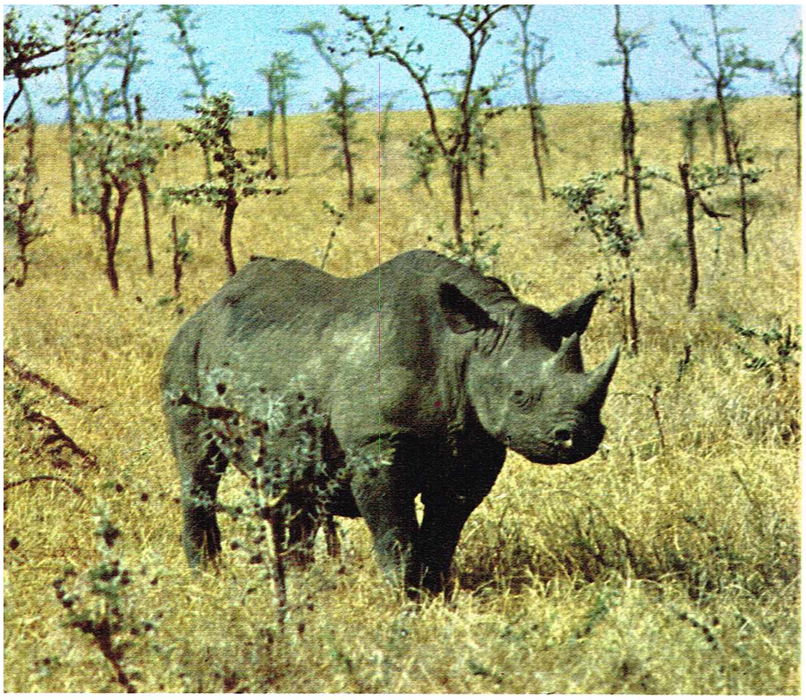
La faune des savanes, malgré la diversité des régions biogéographiques, présente des caractères faunistiques (groupements) et éthologiques particuliers, très différents de ceux de la forêt tropicale.

Les savanes les plus typiques se trouvent en Afrique équatoriale, occidentale et orientale. Le caractère essentiel de cette faune est dû à l'importance de la strate herbacée, plus ou moins élevée, dont la production en saison des pluies permet une vie intense à des espèces herbivores et granivores pour leur alimentation, l'utilisation des matériaux (chaumes) par certains Oiseaux pour leurs nids ainsi que par les hommes pour les toits de leurs cases. La richesse en strate herbacée, avec des arbustes et des arbres dispersés, permet l'existence de nombreuses espèces d'Insectes à forte population ayant un pouvoir de dispersion élevé : termites, Acridiens migrateurs, Coléoptères, Hyménoptères, Diptères, ainsi qu'une forte densité d'animaux herbivores, de taille importante, effectuant de nombreux déplacements, soit en petits groupes, soit en troupeaux : rhinocéros, hippopotames, éléphants, buffles, bubales, antilopes, élands de Derby, gazelles,

▼ *La forte densité des animaux herbivores, ici des impalas* **(Aepyceros melampus)** *dans une savane arborée, conditionne l'existence de nombreux carnivores d'une grande diversité.*



E. Hosking



E. Hosking



Archives P 2

▲ *Les lions, qui sont les plus importants pour l'équilibre écologique, s'attaquent à de jeunes hippopotames à gauche,* Diceros bicornis, *et à de jeunes éléphants* (Loxodonta africana), *à droite, animaux typiques des savanes arborées ouvertes.*

▼ *Pour la faune arboricole des savanes, citons le malbrouk,* Cercopithecus aethiops; *ici une femelle et son petit.*

hippotragues, gnous, zèbres, girafes, etc. Le réseau hydrographique, où les crues et les décrues sont importantes, crée d'immenses zones inondées, propices à la vie des Poissons et à leur reproduction dans la strate végétale herbacée, riche en graines et Insectes, constituant un biotope analogue à celui des rizières. La richesse en graines, Insectes et Poissons (aux différents stades de développement) entraîne l'implantation de Poissons carnivores ainsi que de nombreux Oiseaux à régimes variés (granivores, insectivores, piscivores et rapaces).

L'abondance de Mammifères herbivores de toutes les tailles entraîne l'existence de nombreux Carnivores à grande diversité : genettes, civettes, servals, bandes de lycaons (cynhyènes), chacals, lions, léopards de savane, hyènes, etc. Ces Carnivores s'attaquent, suivant leur taille, à des proies très différentes ou se contentent de manger les restes des cadavres. Les lions, qui sont les plus importants pour l'équilibre écologique, s'attaquent à des proies variées : phacochères, gnous, etc., et aux jeunes hippopotames, éléphants, etc. ; les léopards chassent des proies de taille plus petite ; les lycaons, en bandes, s'attaquent aux zèbres, phacochères, antilopes, Oiseaux et petits Rongeurs ; les chacals chassent les Oiseaux terrestres (Gallinacés) et les Rongeurs, etc.

Les Carnivores sont soit diurnes (lycaons), soit crépusculaires ou nocturnes. Certaines espèces d'herbivores (zèbres, gnous, etc.) ont plusieurs prédateurs, mais leur taux de reproduction élevé permet de faire face à la « pression de prédation ». Dans beaucoup de régions, en dehors des réserves, l'homme représente le plus grand destructeur du gibier herbivore (éléphants, antilopes, etc.), qu'il tue soit pour se nourrir, soit pour les trophées de chasse, détruisant souvent l'équilibre écologique et rendant des régions immenses vides de gros gibier.

La faune terrestre des savanes est caractérisée par l'existence des animaux à terriers, comme les pangolins et les oryctéropes. Les pangolins vivent parmi les blocs rocheux ou dans des régions buissonneuses, se nourrissant de termites, de fourmis et parfois d'autres Insectes. Les oryctéropes passent la journée dans leurs terriers, qui comportent un vaste réseau de galeries, se nourrissent la nuit de fourmis et de termites dont ils démolissent les termitières, et parcourent de grandes distances. Ces animaux possèdent de nombreux Insectes parasites, hématophages ou qui sont à l'origine des myases. Les terriers abandonnés servent de refuge à de nombreux animaux : des serpents, des chauves-souris, des chouettes, et quantité d'Insectes, représentant ainsi un abri écologique très important.

La faune des Rongeurs comporte des lièvres, des écureuils terrestres à vie partiellement souterraine, caractéristique des savanes (rats palmistes), et d'autres écureuils dont les *Funisciures*. Les rats sont nombreux (rat de Gambie) ; les aulacodes sont bien représentés par les *Thryonomys ;* les porcs-épics vivent dans des terriers et sont végétariens (racines, bulbes, etc.) ; les souris sont nombreuses et à nourriture variée. Les Insectivores sont très bien représentés en savane par des hérissons, des musaraignes, des tanrecs (Madagascar) se nourrissant d'Insectes terrestres.

La faune des arbres comprend de nombreuses chauves-souris : des Microchiroptères insectivores et des Mégachiroptères frugivores, ces derniers effectuant des déplacements crépusculaires importants. Les Primates comportent des espèces localisées aux arbres et d'autres surtout au sol.

Pour la faune arboricole des savanes, citons les Lémuriens (galagos), les Simiens, qui comprennent de rares colobes, *Colobus polycomos,* vivant dans des galeries forestières, et quelques cercopithèques : le malbrouk, *Cercopithecus aethiops, Cynosurus* qui vit en bandes en lisière forestière.

Pour les singes du sol, citons le singe rouge ou patas *(Erythrocebus patas)* qui vit en bandes parfois importantes dans des rochers. Il faut également citer les babouins surtout terrestres, très caractéristiques des savanes : le babouin de Guinée, qui vit dans les régions rocailleuses, le babouin Doguera, le babouin jaune et le chacma. Les babouins vivent en bandes de 50 à 200 individus, en fonction des possibilités de nourriture, et possèdent une organisation sociale et hiérarchique remarquable, caractéristique des animaux de savane. Leur régime alimentaire est très varié et comprend surtout de l'herbe, des jeunes pousses, des graines, des boutons de fleurs, des fruits, des gousses, de la sève, mais ils ne mangent jamais de feuilles, et déterrent en saison sèche des rhizomes et tubercules ; ces singes complètent leur nourriture d'origine végétale par une alimentation animale constituée notamment d'Acridiens, de chenilles, de petits Oiseaux, etc.



A. Margiocco



A. Visage - Jacana

◀ ***Le problème de l'eau est capital en savane; ainsi les Oiseaux granivores, tels les mange-mil (Quelea), effectuent, par bandes, de longs déplacements journaliers à sa recherche. Ici, une nuée de mange-mil au Cameroun.***

Le problème de l'eau est capital en savane; nous avons vu qu'il est d'une importance primordiale pour les Oiseaux granivores (le mange-mil, *Quelea*), qui effectuent, par bandes, de longs déplacements journaliers à sa recherche; il en est de même pour les Mammifères qui sont obligés de compléter leur régime herbivore soit en s'abreuvant, soit en consommant des fruits, des tiges et des feuilles succulents (raquettes des Cactées) et même des tiges épineuses, soit encore en déterrant des rhizomes et des tubercules. Ainsi, certaines plantes jouent un rôle en tant que source d'eau, comme les fruits de *Citrullus coffer* (Cucurbitacée) consommés par les antilopes. Les espèces qui ont besoin d'eau en permanence vivent près des marigots, des rivières, des mares, etc. : antilopes, rhinocéros et bœufs domestiques. Au début de la saison sèche, après les feux de brousse, on assiste à de nombreux déplacements et migrations des bœufs domestiques d'une part, et des animaux sauvages d'autre part, vers des régions où ils peuvent trouver de l'eau; il en est ainsi des éléphants, antilopes, etc. Les migrations les plus spectaculaires étaient effectuées par les gazelles *(Antidorcas euchore)*, qui quittaient les vastes plaines désertiques de la Cafrerie de l'Afrique du Sud où elles séjournaient pendant la saison des pluies pour émigrer en saison sèche vers le sud jusqu'aux pâturages des montagnes et qui revenaient annuellement à leur point de départ après avoir parcouru des milliers de kilomètres. Tous les herbivores migrateurs sont suivis par des animaux prédateurs : lions, léopards, chacals, hyènes, et vautours.

La biologie des Insectes et de certains Oiseaux reflète d'une façon très spécifique la vie dans les savanes. Cette vie est caractérisée, en effet, par des phases de reproduction saisonnières très marquées, une organisation sociale qui comporte des populations très importantes pour certaines espèces, et des migrations locales ou de longue portée. Citons comme exemple les nids des termites, très caractéristiques des savanes, qui ont une grande importance écologique. Certains d'entre eux, comme les *Cubitermes* (humivores), construisent des termitières cartonnières, en forme de grands champignons, qui parsèment d'une façon très dense les savanes sur d'énormes étendues. D'autres, les *Bellicositermes natalensis,* construisent d'énormes termitières, appelées « termitières-cathédrales », comportant des petits orifices pour l'aération qui permettent une véritable climatisation de l'habitacle; ils installent en outre sur le sol des galeries couvertes à l'intérieur desquelles les ouvriers moissonnent pratiquement sans venir à l'air libre. Certains termites construisent de véritables mamelons qui peuvent servir ultérieurement à l'implantation d'une végétation spéciale et de cases pour les hommes. Dans les savanes, les termites exercent une action très profonde sur le sol; ils assurent la remontée des couches argilo-sableuses plus fertiles et exercent une action sur l'enrichissement bactériologique du sol; par ailleurs, ils favorisent les remontées saisonnières des eaux des nappes aquifères et provoquent la remontée artésienne de l'eau par leurs galeries.

Une autre population d'Insectes des savanes présente une grande importance par sa biomasse et les dégâts qu'elle cause aux végétaux : il s'agit des Orthoptères, ou Acridiens migrateurs, connus sous le terme de « sauterelles », qui forment des essaims impressionnants composés en particulier par le criquet-pèlerin et le criquet migrateur. Ces criquets connaissent une phase solitaire sédentaire et, d'autre part, une phase grégaire migratrice se produisant à partir de certaines régions où les pontes sont extrêmement nombreuses, larves et adultes cheminant d'une façon organisée et dévastant tout sur leur passage. Le vol des adultes, très connu par les Africains, peut s'effectuer sur des distances immenses; il présente une importance écologique fondamentale, par ses dégâts, d'une part, en tant que source alimentaire pour de nombreux animaux d'autre part : Reptiles, Oiseaux insectivores et rapaces (qui suivent ces migrations), certains singes et l'homme lui-même.

Les Hyménoptères les plus caractéristiques des savanes sont les mélipones (Apidae), qui n'ont pas d'aiguillon et qui forment parfois des populations immenses dans certaines régions, venant se coller par centaines sur les yeux des hommes et des animaux, créant des barrières écologiques pour la traversée de ces régions. Parmi les Diptères Nématocères, citons les simulies, petits moucherons piqueurs qui se reproduisent dans l'eau courante et dont les femelles, très nombreuses, jouent un rôle capital en écologie médicale : l'espèce *Simulium damnosum* d'Afrique est le vecteur de l'onchocercose, filariose provoquant des tumeurs et nodosités qui sont à l'origine de la cécité dans de vastes régions (Mali, Haute-Volta, Niger, Côte-d'Ivoire, Tchad). Parmi les moustiques proprement dits, citons les anophèles, vecteurs du paludisme, qui se développent dans les eaux stagnantes ou courantes, et les *Mansonia* et *Coquilletidia,* dont les larves se fixent par leur siphon aux racines de différentes plantes *(Pistia* et *Eichhornia)*, prenant l'air directement dans les lacunes aérifères. Les femelles de ces moustiques attaquent en masse, jour et nuit, animaux et hommes, et peuvent leur transmettre certaines maladies (virus et filarioses). En ce qui concerne les mouches, les glossines, ou mouches tsé-tsé, sont représentées en savane arborée et dans les clairières forestières par *G. morsitans* dans l'Ouest et le Centre africains, tandis que dans les savanes plus sèches des régions orientales cette espèce est remplacée par *G. submorsitans;* dans les régions plus septentrionales (Tchad), on trouve *G. tachinoides* et *G. longipalpalis.* Toutes ces mouches se nourrissent sur des animaux variés, des Reptiles aux Mammifères, le choix des hôtes étant différent suivant les espèces. Les tsé-tsé sont vectrices de nombreuses trypanosomiases, dont la trypanosomiase humaine (maladie du sommeil) causée dans l'Ouest par *Trypanosoma gambiense,* très adaptée à l'homme, et dans la région orientale par la forme très voisine : *T. rhodesiense*, cette dernière ayant pour réservoirs de virus de nombreuses antilopes. Rappelons que les trypanosomiases qui touchent les Bovidés empêchent les élevages de ces derniers dans les savanes plus ou moins humides.

Le nombre des Oiseaux en savane, relativement élevé en population mais plus réduit en espèces qu'en forêt, présente de grandes variations saisonnières, parfois avec



J. Robert - Jacana

▲ ***En savane, il y a beaucoup d'Oiseaux; ils appartiennent à des espèces moins nombreuses qu'en forêt; ici un pique-bœuf,* Buphagus africanus, *perché sur un Ruminant.***

une prédominance très nette pour certaines espèces. Les Oiseaux, en particulier ceux qui sont liés à la strate herbacée et au milieu aquatique, sont représentés par des groupes très variés. On remarque la présence d'Oiseaux coureurs, comme les autruches, d'autres vivant surtout sur le sol, comme les grands calaos, d'Oiseaux aquatiques, comme les hérons, marabouts, cigognes, spatules, ibis, cormorans africains, oiseaux-serpents, ou anhingas, pélicans gris et canards. Parmi les Charadriiformes, citons les tringas, ou chevaliers; pour les Ralliformes, les grues, outardes, râles, poules d'eau; pour les Galliformes, les gangas, pintades, francolins et cailles; pour les Colombiformes, les pigeons; pour les Falconiformes, les aigles, vautours, chouettes; pour les Caprimulgiformes, les engoulevents; pour les Coraciadiformes, les calaos, rolliers, martins-pêcheurs, guêpiers; pour les Passériformes, les pique-bœufs, tisserins, mange-mil, gobe-mouches, bulbuls, souï mangas, euplectes, veuves, estrildes et bengalis.

Les régimes alimentaires de ces Oiseaux sont très variés. On distingue :

— les *phytophages,* qui comportent un nombre restreint d'Oiseaux frugivores;

— les *granivores,* qui sont très nombreux, aussi bien en savane sèche qu'en région inondée; certains de ces Oiseaux, grâce à la légèreté de leur corps, peuvent prélever les graines en se posant directement sur les Graminées; mais les granivores, en général, ont de grands besoins d'eau et doivent effectuer pour les satisfaire de longs déplacements journaliers;

— les *piscivores,* qui sont attirés, en saison sèche, le long des fleuves et dans des régions inondées peu profondes qui comportent Poissons, Mollusques, Crustacés, Insectes aquatiques, etc.;

— les *prédateurs,* ou rapaces, qui ont un régime soit carnivore (Oiseaux, Rongeurs, etc.), soit piscivore ou essentiellement insectivore; au moment des feux de brousse, on voit de nombreux milans chassant les Rongeurs.

Le régime alimentaire dominant des Oiseaux de savane est mixte (granivore et insectivore); ce régime subit de grandes variations en fonction des saisons sèche et humide, obligeant les Oiseaux à rechercher des sources alimentaires accrues au moment de la reproduction, ce qui entraîne parfois de longues migrations. Les périodes de reproduction sont ainsi étroitement liées aux successions des biomasses spécifiques, elles-mêmes tributaires soit de la saison des pluies, soit des inondations, crues et décrues, soit des fructifications, soit de la formation des graines et de leur persistance, soit enfin de l'abondance des Insectes, en particulier des Acridiens. Il faut signaler que les pontes des Oiseaux de savanes sont plus réduites dans le temps que celles des Oiseaux de forêt, mais très prolifiques : elles permettent aux populations de se maintenir en nombre très important malgré un taux de mortalité très élevé. Remarquons aussi que les migrations des espèces de savanes sont très importantes, contrairement à celles des forêts, et que les savanes tropicales constituent des lieux d'hivernage pour de nombreux Oiseaux paléarctiques qui émigrent en hiver, comme les canards, Échassiers et Passereaux.

Comme celle de la forêt tropicale, l'étude des écosystèmes formés par les savanes tropicales est encore incomplète; là aussi, les renseignements sont meilleurs pour les producteurs primaires que pour les échelons trophiques plus élevés. La productivité primaire nette des herbes de la savane comprend la partie vivante de celle-ci, maximale à la période de repousse en dehors de la saison sèche, et une grande masse de feuilles mortes formant un épais tapis de litière. Le feu est un élément important pour la quantité et la qualité de l'herbage produit. Une équipe étudie, depuis plusieurs années, la savane de la région de Lamto en Côte-d'Ivoire (Lamotte et coll.); pour une savane à *Loudetia,* la biomasse est estimée à 20 à 30 t/ha de matière sèche avec une productivité primaire nette de 18 t/ha/an; les valeurs sont un peu plus élevées pour la savane à *Hyparrhenia* (B = 25-35 t/ha; PN = 24 t/ha/an). Dans le cas de savanes arbustives ou arborées, la biomasse est plus élevée : elle est de l'ordre de 70 t/ha et de 100 t/ha. La strate herbacée prend un peu moins d'importance et ne représente plus que 15 t/ha ou même moins. Au Ghana, Nye (1959) a obtenu des valeurs plus faibles en ce qui concerne les biomasses végétales : 13,2 t/ha pour une savane à *Imperata*; 18,6 t/ha pour une savane à *Andropogon;* dans une savane avec arbres, 14,7 t/ha pour la strate herbacée et 58,2 t/ha pour la strate haute.

Les herbes des savanes sont riches en cellulose et en lignine. Elles contiennent 50 à 60 % d'eau mais n'ont qu'une très faible teneur en azote et en phosphore : c'est pourquoi leur valeur nutritionnelle pour les animaux herbivores n'est pas excellente. L'action du feu, si elle est bien contrôlée, peut accroître la teneur en azote et produire une herbe plus digestible. Les feuilles des arbustes sont généralement de meilleure qualité nutritive.

Au niveau de l'utilisation par les herbivores, le fonctionnement de l'écosystème savane est caractérisé par des rotations entre divers sous-systèmes des grandes espèces que constituent les Ongulés. Un exemple a été étudié en détail dans le parc de Serengeti en Tanzanie (23 000 km^2). Buffles, zèbres, gazelles parcourent, suivant les saisons, une succession de pâturages permettant une rotation d'utilisation favorable à leur alimentation et à la reconstitution des milieux pâturés. Parmi les producteurs secondaires (herbivores), on s'est surtout intéressé aux Ongulés, et on dispose d'assez nombreuses estimations de densité et de biomasse pour plusieurs espèces; il ne faut cependant pas négliger d'autres catégories, comme celles des petits Mammifères Rongeurs et des Insectes, qui ont probablement un rôle tout aussi important à ce niveau trophique.

Dans le cadre des grands parcs et des réserves, une attention plus grande est portée aux grands animaux dont la « charge », c'est-à-dire la densité, ne doit pas dépasser certaines limites sous peine d'être destructrice du milieu : par exemple, les éléphants sont très dévastateurs car ils abattent des arbres dont le feuillage leur sert de nourriture. Si la régulation des divers troupeaux par le jeu des prédateurs (lions, guépards) n'est pas suffisante, l'homme intervient par des chasses de sélection, qui permettent en outre d'éliminer les individus malades ou tarés, ou encore appartenant à une certaine classe d'âge. Certains auteurs font remarquer que la productivité de certaines antilopes est supérieure à celle obtenue avec des bovins maintenus en élevage et que, de plus, la qualité des carcasses (proportion de viande maigre) est bien meilleure chez les premières; ils suggèrent d'agir directement sur la faune sauvage par prélèvement contrôlé : c'est là un exemple d'utilisation rationnelle possible des ressources naturelles.



J. Valentin - Explorer

▲ *En Amérique du Sud — en Argentine notamment — les steppes couvrent de grandes étendues. Ici, des chevaux dans une pampa de Patagonie.*

Les steppes

Les steppes sont définies par une végétation herbeuse (Graminées) qui couvre le sol en tapis discontinu, plus ou moins associée à une végétation arbustive et arborée clairsemée. Les Graminées de type xéromorphe possèdent des parties aériennes peu développées par rapport aux racines, profondes et nombreuses. Les plantes qui y sont associées sont variées. En Eurasie, les Graminées présentent deux périodes de repos : l'hiver et l'été (sécheresse), tandis que dans les régions tropicales (Sahel africain), elles n'ont qu'une seule période de repos, correspondant à la sécheresse prolongée.

Les steppes existent dans des régions climatiques très différentes : sous des climats continentaux (Eurasie), à hiver rude et à été aride, ou bien dans des régions tropicales subdésertiques, comme les steppes sahéliennes. En Eurasie, elles s'échelonnent, d'une façon plus ou moins continue, avec d'autres formations végétales, de l'Ukraine, la Kazakhie, la Turkménie, l'Ouzbékie jusqu'à la Mongolie orientale, régions caractérisées par une sécheresse saisonnière, une faible pluviosité annuelle (25 à 50 cm) et surtout un vent violent et fréquent qui favorise la sécheresse et diminue l'humidité. En Amérique du Nord, les steppes couvrent une bande très large, des montagnes Rocheuses jusqu'au lac Michigan, d'ouest en est, et s'échelonnent du nord (Canada) jusqu'au golfe du Mexique; les plus classiques sont celles du Texas, désignées sous le nom de « prairies ». En Amérique du Sud, les steppes couvrent de grandes étendues : on les appelle les « pampas d'Argentine ».

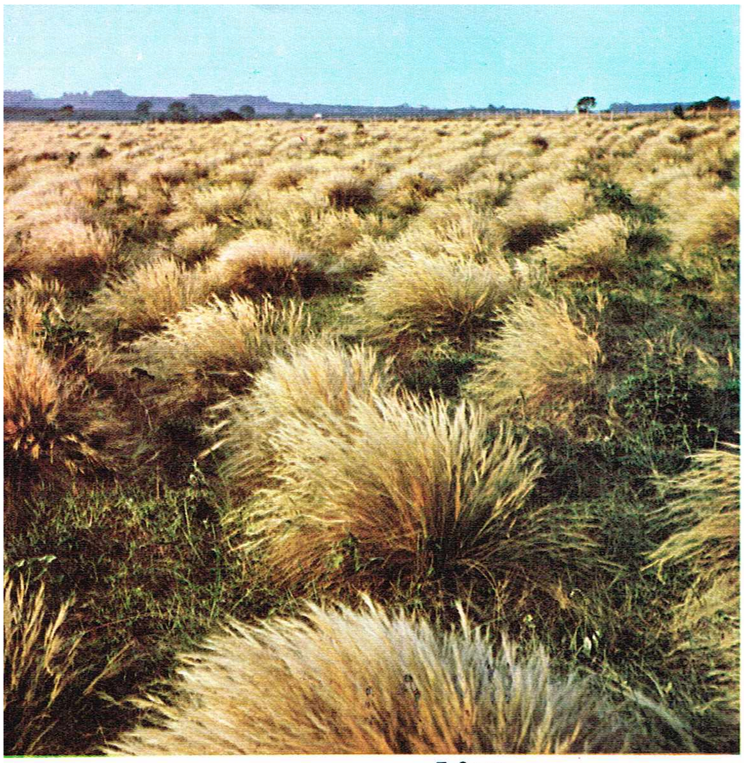
Parmi les steppes tropicales, citons celles du Sahel, qui s'étendent environ entre le 14e et le 16e degré de latitude nord, au sud du Sahara, s'allongeant d'est en ouest, du Sénégal et du Mali jusqu'à la partie septentrionale de la boucle du Niger, le nord du Tchad et le Soudan. Toutes les steppes présentent une vocation pastorale ou bien, quand le sol s'y prête, sont cultivées de façon intensive, comme les terres noires de l'Ukraine (tchernoziom).

Les sols des steppes eurasiennes et américaines comportent une grande richesse de matières fertiles à humus formant un complexe avec l'argile, structure perméable et bien aérée. Cette richesse est due aux Graminées dont les racines, pénétrant dans le sol à des profondeurs variées suivant les espèces, donnent partiellement chaque année beaucoup de matières décomposées riches en éléments minéraux et en azote. La répartition de l'humus est bien assurée en profondeur grâce à la richesse de la faune des Rongeurs qui mènent une vie souterraine importante et creusent sans cesse le sol, ainsi que par celle des Vers de terre, qui rendent le sol plus ou moins homogène (sol isohumique). Les conditions climatiques exercent une action importante sur le sol, par la densité des Graminées, et sur les substances solubles (calcaire), en particulier sur les déplacements en profondeur de ces éléments; citons les terres noires de l'Ukraine, dont la couche humifère atteint jusqu'à 1,50 m avec un horizon sombre, ayant à sa base des concrétions calcaires; dans les zones plus humides, continuées par des formations forestières, le tchernoziom présente une couche humifère moins épaisse et un début de migration de l'argile et du fer sous l'action d'une saturation incomplète des acides humiques qui tendent à se disperser; c'est ce que l'on appelle le « tchernoziom septentrional lessivé ».

Le domaine sahélien est caractérisé par des sols isohumiques bruns et brun-rouge subarides, très souvent sablonneux, correspondant à des régions à pluviométrie très limitée (environ 500 mm).

Végétation des steppes

La végétation des steppes eurasiennes et américaines est caractérisée par des Graminées vivaces xérophiles des genres *Stipa, Koeleria, Festuca, Andropogon,* etc., à racines profondes leur permettant de rechercher l'eau de 50 cm à 2 m de profondeur; l'appareil aérien de ces plantes peut être relativement bas dans des régions sèches mais, par contre, très élevé dans les régions humides, comme les « prairies » à grandes herbes des États-Unis, l'*Andropogon* atteignant 2 m dans certaines régions. L'herbe la plus caractéristique des régions sèches est représentée par *Buchloa dactyloides* et *Bouteloua gracilis* (« l'herbe à bisons »). La compétition des espèces végétales de ces régions est très réduite en raison des différents niveaux d'enracinement d'une part, et des différents cycles saisonniers d'autre part : la croissance de certaines espèces, très précoce, s'effectue au printemps et cesse au début de l'été, tandis que la croissance des autres espèces, beaucoup plus tardive, atteint son maximum en fin d'été ou même en automne. Remarquons que la productivité des steppes est liée étroitement aux variations climatiques annuelles : les espèces les plus importantes à grand besoin hydrique se développent mal pendant les années à faible pluviométrie, lesquelles sont, au contraire, favorables aux espèces plus xérophiles.



T. Sacco



SEF

▲ ***Les steppes sont constituées par une végétation herbeuse discontinue; à gauche, une « prairie » à* Aristida pallens *dans l'État de Sao Paulo, au Brésil; à droite, une partie de l'immense steppe Kirghise : la végétation singulièrement monotone est constituée presque exclusivement de Graminées cespiteuses (*Stipa kirghisorum, S. capillata, *etc.) et de quelques Composées, Légumineuses, Ombellifères, Crucifères, etc.***

Cela explique les grandes variations de productivité pour les céréales et les pâturages, comme dans les régions eurasiennes, où le déficit de production locale nécessite des importations étrangères massives.

La végétation des steppes tropicales est très souvent variée; elle présente des types herbacés, arbustifs, arborés ou à plantes succulentes (plantes grasses), qui peuvent être des Euphorbiacées dans le sud de Madagascar ou des Cactées en Amérique du Sud. Les steppes sahéliennes sont caractérisées par la prédominance des Graminées xéromorphes, les intervalles entre ces herbes étant occupés par des formes biologiques diverses, annuelles, bulbeuses, vivaces, etc. Ces Graminées possèdent un appareil souterrain profond pour absorber l'eau et des feuilles sclérifiées, fortement cutinisées. Les touffes d'herbes présentent une longue période de vie latente en saison sèche; le tapis herbacé devient verdoyant avec les premières pluies, les graines tombées sur le sol ayant résisté aux feux germant d'une façon explosive. Les arbustes, clairsemés et rabougris, présentent un feuillage médiocre, réduit, et sont souvent des épineux. Les arbres des steppes sont en général caducifoliés; ce sont les thérophytes et les chaméphytes qui prédominent, la dissémination des diaspores (graines) se faisant surtout par le vent. Les arbres, surtout des épineux, sont en général de petite taille (8 à 10 m) et résistent bien aux feux. En saison sèche, presque tous les arbres et arbustes sont dépouillés de leurs feuilles, mais une partie des espèces garde son feuillage et peut servir ainsi de nourriture à divers Insectes et animaux ainsi que d'abri à des Oiseaux.

Archivio Longo



▶ ***Ce hamster (*Cricetus cricetus*) vit dans les prairies steppiques d'Eurasie.***

La flore des steppes sahéliennes est caractérisée par des Graminées des genres *Aristida, Cenchrus, Panicum, Cornulaca,* etc., et des arbres, tels que les acacias, *Capparis, Maerua.* Citons aussi les tamariniers, les caïlcédrats *(Khaya senegalensis),* les karités, les palmiers doums, les rôniers, les figuiers, ainsi que de nombreuses Euphorbiacées qui ne sont consommées ni par le bétail ni par les Oiseaux en raison de leur latex vénéneux. Rappelons que les baobabs sont bien représentés ainsi que les Combrétacées.

Les feux de brousse du domaine sahélien sont relativement rares et peu importants, du fait du tapis herbacé discontinu et des arbres et arbustes épineux ou succulents qui brûlent mal.

Faune des steppes

La faune des steppes est sujette à de grandes variations saisonnières : ainsi, dans les steppes d'Eurasie, les animaux doivent faire face à un hiver très froid doublé d'un été sec et chaud, tandis que dans le Sahel, ils subissent une longue période de sécheresse chaude; en l'absence d'un couvert arboré, les animaux doivent supporter un ensoleillement intense à la surface du sol ou bien s'en protéger en creusant des terriers ou en se cachant sous des blocs de rochers, etc. Par ailleurs, les ressources alimentaires dépendent des saisons, la productivité en surface étant pratiquement nulle en hiver dans les steppes eurasiennes et faible à la fin de l'été, et relativement limitée dans le temps dans les steppes sahéliennes; c'est pourquoi les animaux sont obligés soit de se constituer des réserves (amassées dans les terriers), soit d'effectuer des déplacements et des migrations plus ou moins importants. Les vents violents, très caractéristiques de toutes les steppes, assèchent l'atmosphère et seuls les animaux présentant des adaptations physiologiques à la sécheresse peuvent survivre. Les grandes variations de température entre le jour et la nuit nécessitent un cycle nycthéméral d'activité développé surtout pendant la nuit, en particulier par les Mammifères, les Oiseaux pouvant supporter des températures beaucoup plus élevées que ceux-ci. Cet ensemble de facteurs détermine des chaînes alimentaires très spécifiques pour les steppes, relativement simples pour les steppes eurasiennes et beaucoup plus complexes pour les steppes sahéliennes, qui présentent une grande diversité animale et un cycle végétal diversifié.

L'abondance des animaux fouisseurs est très caractéristique des steppes. On distingue : d'une part, des Rongeurs vivant parfois la majeure partie de leur vie dans leurs terriers et dont certains entrent en hibernation l'hiver, tandis que d'autres continuent à être actifs, vivant des réserves accumulées, et, d'autre part, des Carnivores qui creusent des terriers ou bien exploitent les terriers creusés par les Rongeurs.

A titre d'exemple, les *steppes euro-caucasiennes,* qui s'étendent de la Hongrie jusqu'aux régions montagneuses d'Altaï (Mongolie), présentent une faune intermédiaire entre celle des forêts et des plaines d'Asie d'une

part et celle des déserts de l'autre, et comptent un noyau d'animaux endémiques, spécifiques, comprenant plusieurs espèces de sousliks (spermophiles), de marmottes, de rats-taupes, le grand touchkantchik (gerboise), le hamster commun, le siciste des steppes et l'antilope saïga. Parmi les Oiseaux les plus caractéristiques, citons la grande caille, l'outarde, la petite grue, le busard pâle, l'aigle des steppes, et, en ce qui concerne les Reptiles, la vipère Orsini et le lézard *Eremias*, multicolore.

Pour les autres Mammifères, fréquents dans ces steppes, on trouve le lièvre, le mulot, et, parmi les Carnivores, le putois clair, le putois marbré *(Vormela peregusna)*, l'hermine, la belette, le blaireau, le renard et le loup.

En ce qui concerne les Arthropodes, remarquons que les Scorpions sont fréquents dans certaines régions, ainsi que les Myriapodes.

Les Insectes sont surtout représentés par les Orthoptères, en particulier des grillons, sauterelles et Acridiens migrateurs. Ils comprennent également de nombreux Hyménoptères (guêpes, *Sphex*, *Styrus*, *Scolia*, etc.), des Lépidoptères (*Pieris*, *Satyrus*, etc.), des Diptères, en particulier des *Sarcophaga*, tandis que les Coléoptères sont représentés par des Scarabéides, Buprestides, Cérambycides, Carabides, Dyticides et surtout de très nombreux Ténébrionides *(Blaps, Adesmia, Cyphogenia, Podomala)* ainsi que des Curculionides.

La steppe est un milieu ouvert, comportant, comme le désert, un été long et chaud avec un déficit d'humidité important, ce qui rend le sol sec et non marécageux, et un hiver avec une couche de neige peu profonde mais ferme, due aux fréquents réchauffements et aux vents, les précipitations se situant au printemps et au début de l'été.

Au point de vue écologique, les animaux les plus caractéristiques sont constitués par les troupeaux des grands Ongulés (saïgas, chevaux sauvages, animaux domestiques, tels que les moutons d'espèces particulières et les chameaux). Les Ongulés sauvages ont une bonne vue et une course très rapide. Parmi les Rongeurs, citons les sousliks et les marmottes, ainsi que les ochotones. La population très nombreuse des Rongeurs des steppes garde un certain équilibre grâce, d'une part, aux petits Carnivores (putois) et, d'autre part, à de très nombreux Oiseaux rapaces (busards pâles, crécerelles, aigles, faucons). Les migrations des animaux sont relativement réduites, les Oiseaux étant pratiquement tous sédentaires, tandis que les saïgas présentent des migrations limitées vers le sud, dans des régions où la neige est moins épaisse.

Les chaînes alimentaires sont assez complexes. On peut en signaler les plus importantes :

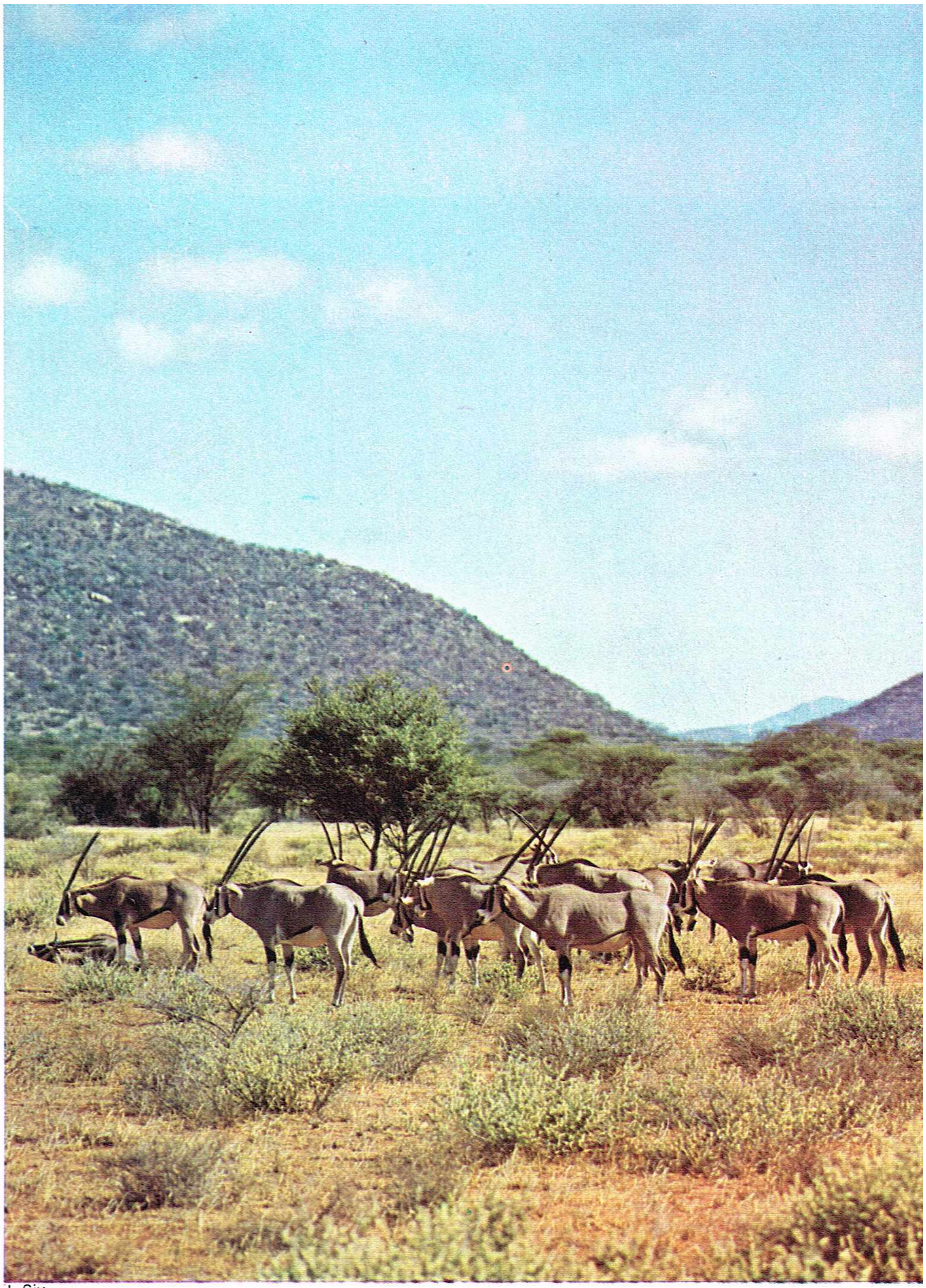
— Les Graminées et leurs graines sont consommées par les Insectes, les outardes, alouettes, etc., les saïgas, des Rongeurs et Lagomorphes, comme les marmottes, sousliks, lièvres, etc. ;

— Les Insectes (Ténébrionides, Acridiens, etc.) sont consommés par les alouettes, outardes, crécerelles, faucons Kobez, etc. ;

— Les sousliks, les hamsters, etc., sont consommés par les crécerelles, faucons, busards, putois, renards ; les marmottes surtout par les loups, les lièvres surtout par les renards et les loups.

De très nombreux Rongeurs sont nuisibles pour les cultures et provoquent de véritables catastrophes en détruisant des champs de blé. Citons « l'invasion des souris » de 1894-1895 et celle de la région d'Oumansk en 1914. En Sibérie en 1922, les sousliks ont détruit 950 000 hectares, tandis que les campagnols et les mulots ont ravagé 50 000 hectares.

L'occupation du sol des steppes par l'homme, l'introduction des cultures et de l'élevage ainsi que la chasse intensive (fourrures) ont apporté de profondes modifications au milieu naturel des steppes. La faune endémique a tendance à disparaître ou à diminuer ; citons à cet égard les chevaux tartan, et l'antilope saïga, presque disparus. L'introduction massive de bétail : les moutons Kourdyouk, des brebis à queue grasse, les karakuls (astrakan), les chameaux, etc., a eu pour conséquence un surpâturage avec de graves répercussions sur la végétation locale, en particulier le remplacement des grandes Graminées par des herbes basses et l'apparition d'espèces végétales désertiques qui ont favorisé la multiplication des Rongeurs. Ces modifications ont entraîné également une augmentation des Acridiens, qui ont trouvé à la suite des surpâturages des zones découvertes favorables à leur multiplication. Par ailleurs, à la suite de cultures massives, de nombreux Insectes endémiques disparaissent et font place à de nouvelles populations importantes d'Insectes liés à ces cultures et présentant moins de diversité (*Thrips* du blé, Élatérides, etc.). La chasse aux Carnivores pour la fourrure (en particulier, celle des renards et des putois) a favorisé l'augmentation des populations des Rongeurs.



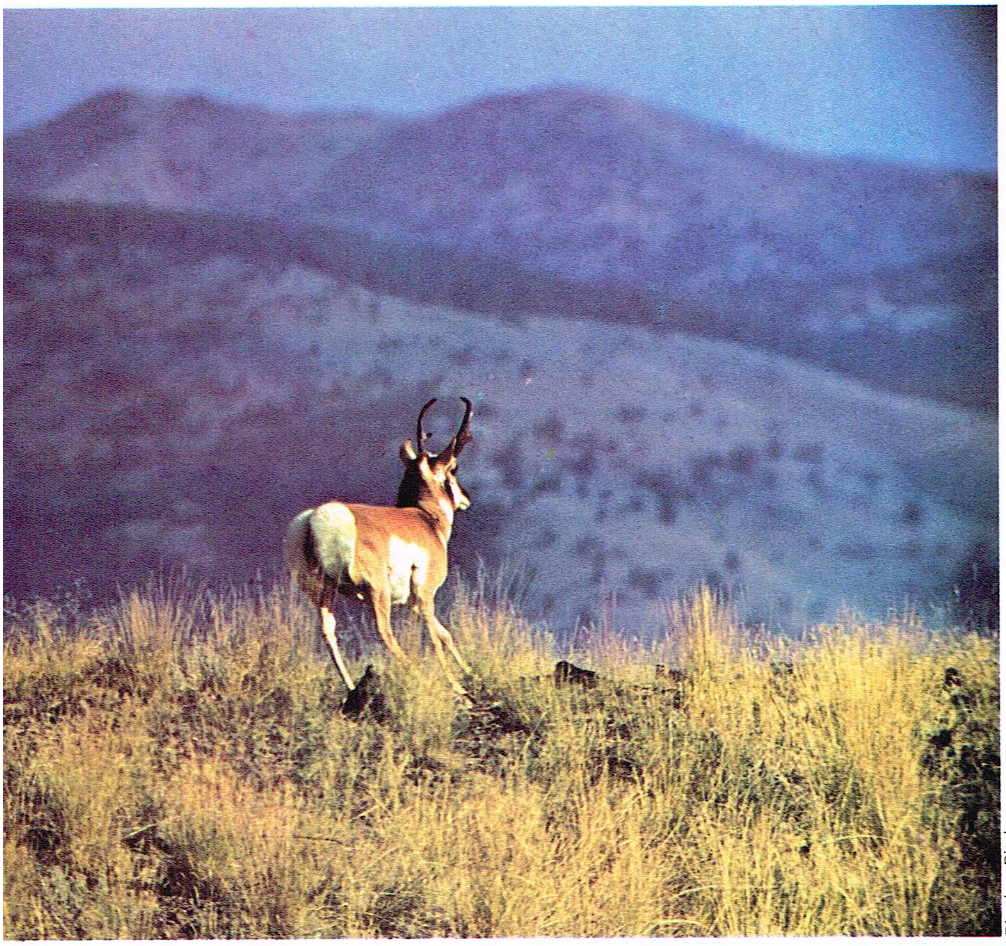
J. Six

▲ ***Un troupeau* d'Oryx beisa *à Samburu au Kenya.***

Fonctionnement des écosystèmes steppiques

Pour la steppe russe, dans certaines rares parties qui peuvent encore être considérées comme climatiques, la biomasse varie de 10 à 25 t/ha environ, selon les conditions climatiques générales, depuis la prairie-steppe du nord encore fraîche jusqu'à la steppe aride du sud, et selon les années plus ou moins sèches et humides (Basilevitch, 1962). La proportion d'organes souterrains est toujours très forte ; le rapport de l'appareil souterrain aux parties aériennes varie de 2 dans les steppes les plus humides à 10 dans les plus sèches. On estime que la productivité primaire est proportionnelle à la biomasse : importante au niveau des racines, elle est variable d'année en année selon les changements climatiques.

La prairie américaine apparaît également comme un grand biome composé de plusieurs écosystèmes ; certains grands herbivores comme le bison et l'antilope américaine *(Antilocapra americana)* effectuent d'ailleurs d'assez grands déplacements et participent à plusieurs des sous-systèmes présents. On distingue : la haute prairie à *Stipa* dans le Nord ou *Andropogon* dans le Sud, la basse prairie, avec « l'herbe à bisons » *(Bouteloua* et *Buchloe)*, et un type intermédiaire, la prairie mixte ; pour la prairie à *Andropogon*, on a calculé une productivité



Binois - Pitch

▲ *La prairie américaine apparaît comme un grand biome composé de plusieurs écosystèmes auxquels participent certains grands herbivores comme cet* Antilocapra americana.

▼ *La limite entre le désert sableux du Sahara et la steppe désertique au nord d'Agades.*



T. Poggio

primaire, nette, de 12,8 t/ha/an de matière sèche pour une biomasse de 20 à 30 t/ha, dont près des 3/4 sont constitués d'organes souterrains. L'action du feu, comme en savane tropicale, accroît la production aérienne, qui passe de 5,9 à 12,7 t/ha/an, et favorise surtout la production des inflorescences. En ce qui concerne les autres échelons trophiques, rappelons l'étude très précise de Golley (1959), qui porte sur la chaîne : Graminée *(Poa compressa)* → campagnol → belette, dans une formation basse de la prairie américaine.

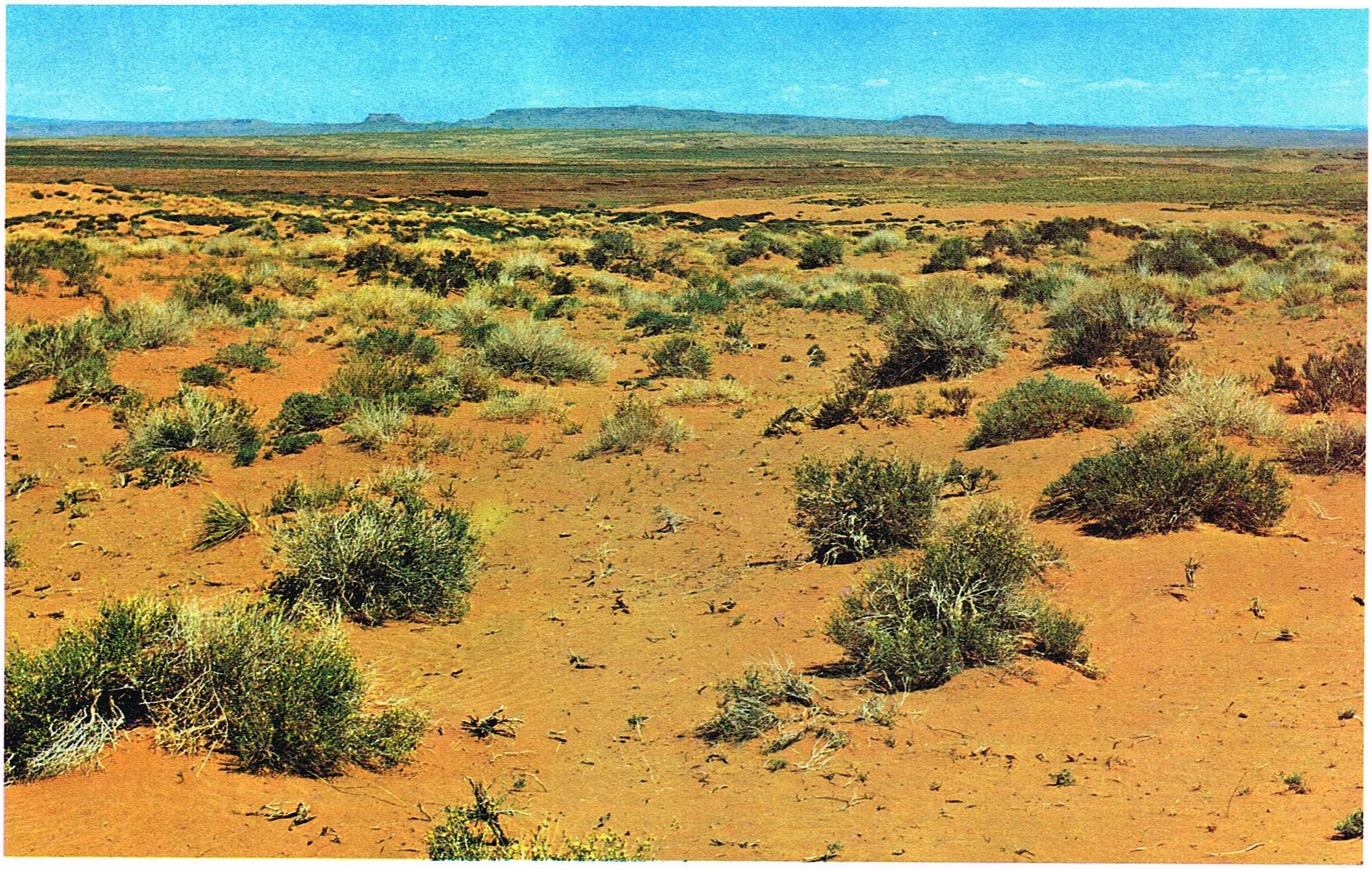
Les régions semi-arides, comme celles portant la steppe sahélienne, sont moins bien connues encore. On peut citer, pour l'Afrique du Nord, quelques estimations correspondant à des steppes semi-désertiques. En ce qui concerne l'Algérie, Rodin et Basilevitch (1970) évaluent la productivité moyenne en fourrage à 0,25 t/ha par an; Le Houérou (1970), considérant des pâturages à moutons assez divers dans leur composition en Afrique du Nord, indique des productivités variant de 0,02 t/ha/an à 1 t/ha/an, au maximum. On pourrait espérer, comme cela a été réalisé en Israël, atteindre par un aménagement judicieux une productivité approchant 4 à 5 t/ha/an. Les valeurs maximales possibles dépendent de la pluviosité : ainsi, pour une pluviosité annuelle faible, de 70 à 100 mm, Le Houérou (1972) indique que l'on pourrait atteindre une productivité secondaire du mouton de 4 à 5 kg/ha de poids vif et, dans le cas d'une pluviosité plus élevée (de 300 à 400 mm par an), une productivité de 35 à 50 kg/ha de poids vif. Actuellement, la moyenne pour l'Afrique du Nord serait de un mouton pour 2 ha, soit une productivité secondaire d'environ 8 à 10 kg/an. Là encore, une bonne connaissance du fonctionnement des écosystèmes naturels ou semi-naturels existants s'avère indispensable pour procéder avec discernement à des aménagements.

Les déserts

Les déserts sont des zones arides où la végétation xéromorphe, éparse, est bien adaptée à la sécheresse et présente des caractères morphologiques et physiologiques très particuliers. La faune, pauvre en espèces, parfois très ancienne, sélectionnée par les conditions désertiques, frappe le voyageur. Le biome désertique est caractérisé surtout par la faible couverture végétale et la diminution spectaculaire du réseau hydrographique, qui présente des tronçons désorganisés se tarissant avant d'atteindre la mer et formant des bassins très fermés. La disparition importante de la végétation, l'action des anciens feux de brousse, les érosions par l'eau et le vent violent donnent un aspect spécifique au désert, caractérisé par des dunes, des amas de rochers et des étendues salées.

Le **climat** est caractérisé par de très faibles précipitations, une sécheresse atmosphérique extrême et une température très élevée le jour : certaines pluies s'évaporent avant même de toucher le sol. Toutes les régions désertiques, bien qu'individualisées par l'altitude, la nature du sol, la position géographique, etc., le sont surtout par les différents climats désertiques et leur degré d'aridité. La nébulosité moyenne du ciel est partout très faible, variant entre 0,7 et 3,0; le nombre de jours ne comportant aucun nuage s'élève souvent à 150-200 jours par an; celui des jours à ciel entièrement couvert, tout au plus 1 ou 2 semaines. L'insolation est très violente : au Sahara, la moyenne journalière varie de 7 à 12 h suivant les saisons et le rayonnement du sol peut atteindre la moitié ou les 3/4 de la radiation reçue au sol.

La température au sol est très élevée dans les régions basses, mais peut être moindre en altitude. Dans le sol, en profondeur, la température est beaucoup plus constante que dans l'air; par exemple, elle peut atteindre entre 20 et 25 °C à un mètre de profondeur le jour, favorisant ainsi la vie des Rongeurs dans les terriers. La température sous abri présente des fortes variations journalières, saisonnières, et beaucoup d'irrégularités d'une année sur l'autre. Les maximums atteignent fréquemment 40 à 50 °C, tandis que les minimums absolus varient, suivant les saisons, de 10 à 20 °C, et peuvent descendre, dans certains déserts, à — 20 ou — 30 °C; dans certaines régions comme la mer d'Aral, le minimum moyen de janvier peut être parfois de — 15 °C. L'amplitude annuelle des variations thermiques est très élevée : 66 °C à Boukhara, 77 °C à la mer d'Aral, et environ 50 °C au Sahara. Les variations de la température entre le jour et



N. Cirani

▲ **Les déserts** *sont des zones arides où la végétation xéromorphe, éparse, est bien adaptée à la sécheresse et présente des caractères morphologiques et physiologiques particuliers : ici un désert à sol sablonneux (Monument Valley National Park, Arizona) dont la végétation est constituée de plantes en coussinets et de buissons d'épineux.*

la nuit peuvent atteindre jusqu'à 30 ou 35 °C. L'humidité de l'air (humidité relative) est très faible en général, variant pour les déserts de l'Asie moyenne suivant les années. Les moyennes annuelles oscillent entre 33 et 60 % et descendent à 12 h jusqu'à 14 % et même à 5 % dans certaines régions du Sahara.

Dans les déserts, l'évaporation l'emporte sur les précipitations; exprimée en chiffres obtenus par l'évaporimètre de Piche, elle se situe au Sahara entre 2 et 6 m suivant les régions. En Asie moyenne, à la mer d'Aral, elle est moindre, mais atteint quand même 1,246 m contre 101 mm de pluie. Les précipitations sont, en général, inférieures à 250 mm par an et très irrégulières selon les années, les moyennes annuelles étant de 125 à 150 mm pour les régions sahariennes et de 100 à 150 mm pour les déserts de l'Asie moyenne, une des régions les plus sèches du monde étant celle d'Assouan avec 2,2 mm. Les précipitations apparaissent dans les déserts d'Asie en période froide (hiver et printemps), les pluies d'été étant très rares; par contre, dans d'autres déserts, cette répartition peut être très différente. La grande variabilité annuelle des pluies rend la vie dans les déserts extrêmement difficile et fragile : peu d'espèces peuvent supporter plusieurs années consécutives de sécheresse associée à une chaleur extrême.

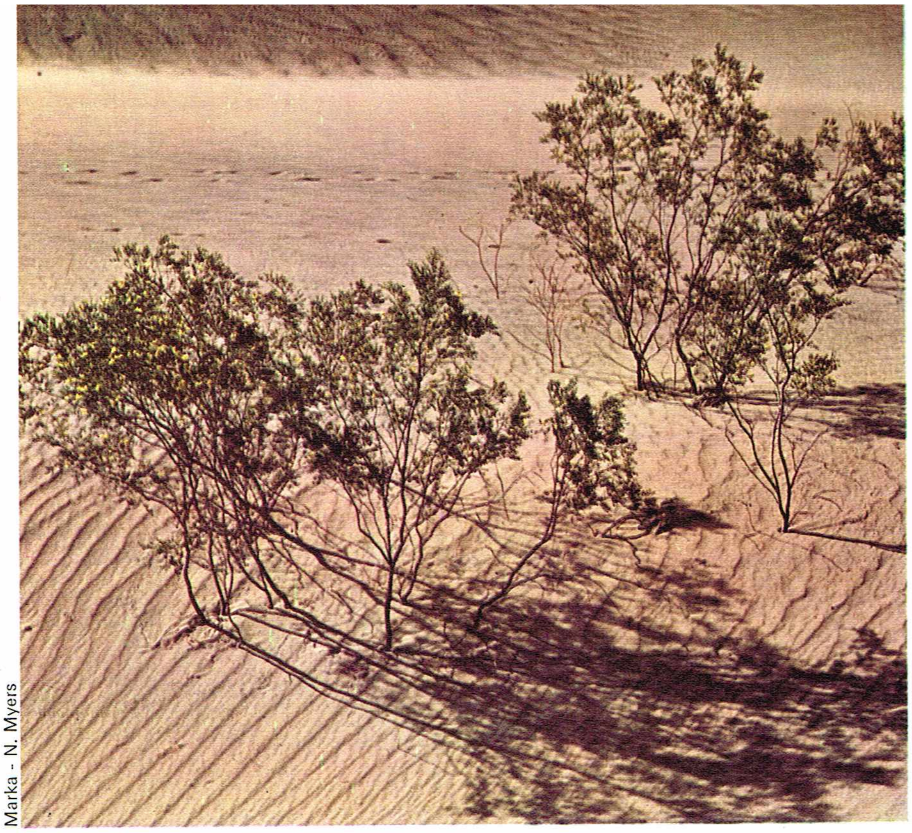
Le vent constitue un des traits les plus caractéristiques des déserts; toutefois, bien que dans certains d'entre eux les vents soient très fréquents, dans d'autres, comme le Sahara, ils sont relativement modérés et les nuits sans vent sont fréquentes. En Asie moyenne, les vents soufflent parfois à 10 m/s et peuvent provoquer des trombes hautes de 200 m. L'énergie éolienne, exprimée en $kWh/m^2/an$ à 20 m du sol, varie entre 1 000 et 4 000, contre 220 à Paris et 3 900 à l'île de Ré. Les vents de poussière et de sable obligent les caravaniers à s'arrêter et à s'accroupir, parfois une journée entière, mais les petites brises du désert s'exercent surtout au niveau du sol où elles poussent le sable, épargnant ainsi les voyageurs assis sur les chameaux. L'action du vent sur la végétation est très importante : il peut dénuder des racines ou, au contraire, ensevelir entièrement les plantes sous le sable.

Il existe dans le désert de nombreux microclimats très différents du climat déterminé par les mesures météorologiques classiques sous abri à 2 m du sol; ces mesures ne correspondent pas du tout aux conditions dans lesquelles vivent les plantes et les animaux, conditions microclimatiques sans lesquelles la survie serait impossible. En effet, si l'on prend comme exemple un désert de sable de l'Asie moyenne, on s'aperçoit que dans des régions en apparence sèches, à une faible profondeur de 50 cm, le sable peut déjà être mouillé. Les microclimats spéciaux se forment à l'intérieur des buissons, des touffes d'herbes, des terriers, des amas de rochers, et même des nids. Ils présentent parfois de 10 à 20 °C de différence par rapport à la température de la surface nue du sol surchauffé. Ces différences sont particulièrement importantes pour les terriers, aussi bien en hiver glacial qu'en été aride. Dans les déserts, les saisons sont très marquées et influencent l'existence et le comportement des êtres vivants. Elles se succèdent rapidement : par exemple, dans le désert de Syr-Daria, en Asie, à un hiver rigoureux de — 25 °C fait suite rapidement un printemps au cours duquel la végétation et la faune des Insectes connaissent une explosion, grâce aux précipitations. Au cours de l'été, aride et chaud, l'herbe commence rapidement à se dessécher et à griller. En automne, les nuits deviennent plus fraîches et il apparaît une végétation différente de la première.

Les **sols** peuvent être sablonneux, argileux salés ou rocheux.

Les sols sablonneux sont très caractéristiques et couvrent d'immenses étendues; le sable est dû à la longue action du climat désertique sur le sol. Les variations thermiques, les vents violents, etc., provoquent en effet une érosion continuelle et une destruction de tous les sols; les morceaux des roches éclatent et s'effritent en cailloux, graviers et poussière de sable fin, transportés facilement par le vent, constituant des monticules et des dunes de sable vif.

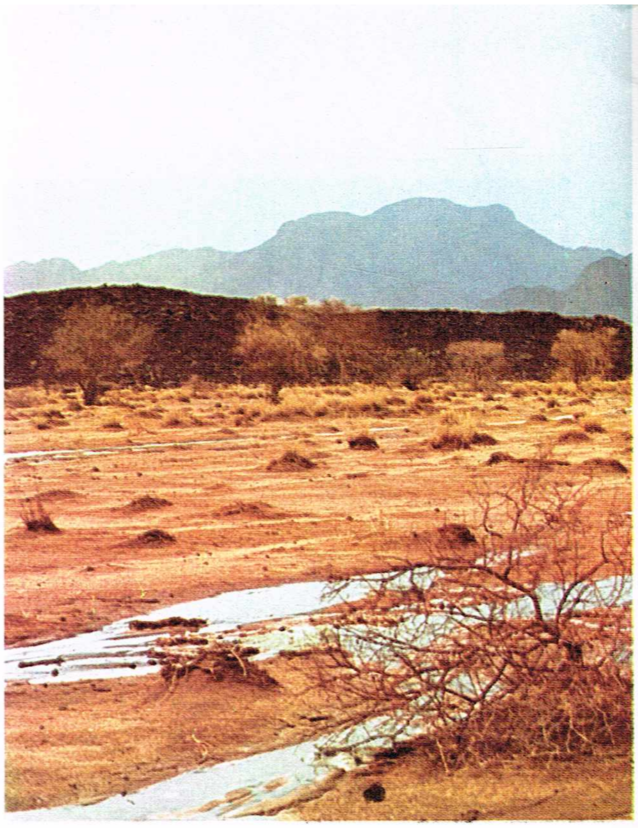
Les sols argileux salés sont fréquents dans les déserts à lœss friable et poreux; ces sols, de structure très fine et dure, imperméables, permettent le ruissellement des



Marka - N. Myers

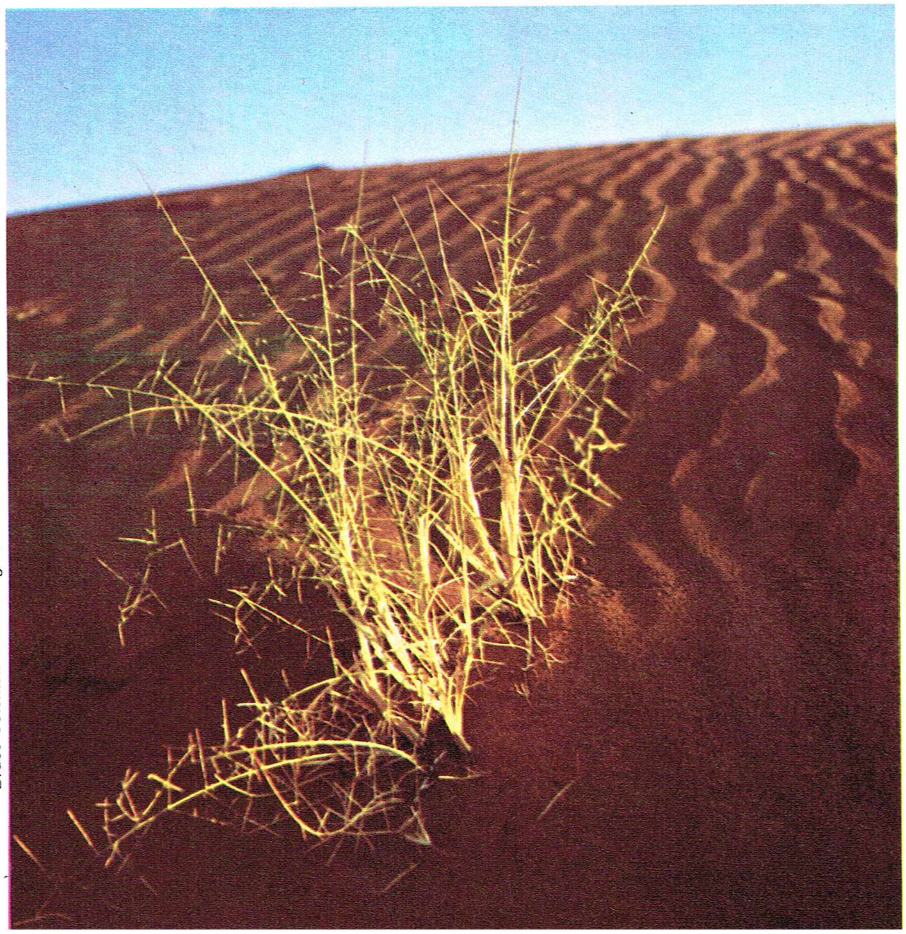
▲ *La végétation des déserts est parfois formée comme ici dans la Vallée de la mort (ouest de la Californie) d'espèces arbustives à racines profondes et à feuillage réduit.*

▼ *Un autre exemple de vie végétale dans les déserts de sable : des buissons sans feuilles ou à feuilles réduites, épars, adaptés aux températures extrêmes et à la rareté de l'eau.*



eaux. Par temps chaud, leur surface craque, tandis que dans certaines régions, les cuvettes se transforment en immenses étendues d'eau peu profondes, appelées par certains « lacs ». La surface de ces sols étant surchauffée, l'évaporation intense aspire les eaux souterraines et provoque avec elles la remontée du sel, qui forme des dépôts. Ces dépressions salées, analogues à la sansouire de la Camargue, s'appellent *solontchak* en Asie et *sebkha* au Sahara ; elles possèdent une flore et une faune très pauvres, spécifiques à ce milieu. Les solontchak, en particulier, peuvent être extrêmement dangereux pour les animaux : ils constituent une croûte solide à leur surface qui peut craquer sous le poids d'une antilope ou d'un chameau, lesquels s'enfoncent alors et meurent dans la boue salée.

Les sols rocheux se rencontrent dans de nombreuses régions, souvent en altitude. L'eau de pluie n'y séjourne pas et ruisselle dans des ravins. Le revêtement de ces sols se constitue difficilement et présente une végétation éparse. La faune est rare : les espèces sont très adaptées à ce milieu rocheux et caillouteux. Notons que les cailloux et les amas de rochers peuvent mieux retenir l'humidité et constituer des refuges pour des Invertébrés comme les Scorpions, Myriapodes, Insectes, etc., aussi bien que pour quelques gros Vertébrés tels que les damans des rochers. Les grottes qu'on trouve parfois dans les régions rocheuses servent d'abris pour les porcs-épics, les chauves-souris, les Rapaces.



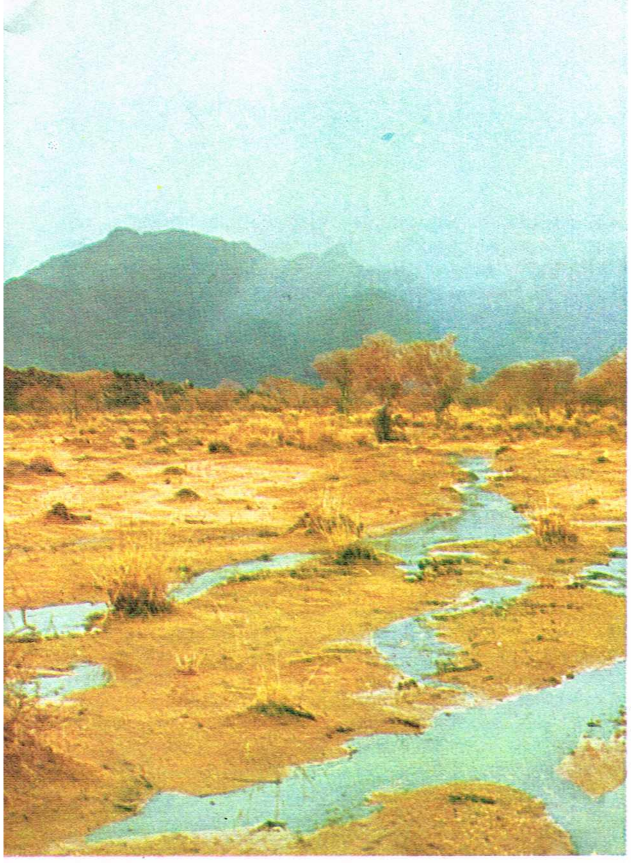
Bruce Coleman - G.D. Plage

Végétation et faune des déserts

Le monde désertique comprend : d'une part, les êtres vivants locaux, très adaptés à ce milieu, y compris les micro-organismes, tels certaines Bactéries et Champignons qui vivaient il y a 200 à 500 millions d'années dans le sol du Permien et du Cambrien ; d'autre part, des animaux que l'on trouve par accident dans le désert, transportés d'une façon passive par le vent ou échouant au cours de leurs migrations lointaines. Les conditions désertiques mettent les êtres vivants à la limite de la vie par leur température extrême, la rareté de l'eau, la forte évaporation et l'action du vent.

La pauvreté en végétaux et en Invertébrés qui sévit presque toute l'année détermine une rareté de la biomasse qui agit comme facteur limitant pour beaucoup d'animaux. Pour survivre dans ce milieu hostile et sélectif, les êtres vivants ont adopté plusieurs modes de protection : l'adaptation physiologique (perte minimale de l'eau, élimination du sel par des systèmes ingénieux), des adaptations structurales morphologiques et anatomiques, l'adaptation du cycle d'activité, qui comporte en particulier un ralentissement du métabolisme le jour (la vie devenant surtout nocturne) et des phases de repos estival et hivernal. A ces adaptations s'ajoutent des migrations locales ou saisonnières, importantes pendant la période chaude ou l'hiver rude. Les conditions désertiques, avec leurs phases propices pour la vie de très courte durée (pluies), déterminent des cycles de développement bien tranchés chez les végétaux et animaux. Ceux-ci comportent très peu de générations ou une seule génération annuelle : plante-graine résistante ou bien Insecte adulte-œuf résistant à la dessiccation, ou bien une résistance des larves et des adultes de très longue durée, certains animaux pouvant rester à jeun des mois, et même des années ! Confrontés aux conditions désertiques, beaucoup d'animaux cherchent, d'une part, un refuge souterrain (terriers), et d'autre part, une nourriture plus constante qu'ils peuvent trouver sous terre (racines, bulbes, etc.).

Les biotopes désertiques sont très variés : rocheux, compacts, meubles, parfois humides (eaux temporaires ou permanentes), et organiques (troncs d'arbres, débris végétaux, cadavres, excréments, etc.). Les écosystèmes désertiques, formés par le biotope (habitat) et la biocénose, sont individualisés soit par des structures de grande



P. Verbeeck - Explorer



E. Muench

▲ ***Au centre, ici dans l'Aïr au Niger, les rares pluies favorisent la floraison et la fructification de certaines plantes qui traversent la période sèche sans aucune activité métabolique. A droite, l'aspect de ces gigantesques* Pachycereus pringlei, *dans le désert de Sonora (Mexique), est très significatif de l'adaptation remarquable de certaines plantes aux conditions de vie désertique.***

échelle (cordons de dunes, étendues salées), soit par de petites formations (grotte, tronc d'arbre, touffe d'herbes). Le caractère principal de l'écosystème désertique réside dans le fait que ses cycles climatiques capricieux éliminent tous les êtres vivants trop exigeants pour des périodicités régulières d'apport d'eau. Les sécheresses trop longues entraînent une mortalité spectaculaire ou les migrations massives de certains animaux ; la région touchée devient alors une place vide, prête à accueillir de nouveaux occupants si les nouvelles pluies le permettent.

★ La *végétation*, qui présente des densités très variables selon les milieux très voisins, peut atteindre quelques centaines d'espèces ou se réduire à néant. La très faible diversité est caractéristique des déserts : parfois, d'immenses étendues à perte de vue sont occupées par une seule espèce végétale. Contrairement à ce qu'on observe dans la forêt et la savane tropicales, l'association végétale majeure est généralement unique, mais la présence de microclimats et la diversité des sols ont permis l'établissement d'une flore endémique, soit dérivant des flores voisines, soit représentant des reliques du temps passé. Les formes biologiques comportent peu d'arbres mais beaucoup de formes arbustives. Certaines plantes traversent la période sèche sans aucune activité métabolique, accomplissant leur cycle de végétation (floraison et fructification comprises) seulement avec les pluies. Ces plantes comportent plusieurs espèces.

● Des espèces annuelles à activité plus ou moins éphémère, qui fleurissent et fructifient avec une rapidité remarquable (2 à 3 semaines pendant la période des pluies).

● Des plantes éphémères vivaces qui ont des organes souterrains (bulbes, rhizomes) et donnent, avec les premières pluies, tige, feuilles et fleurs en quelques semaines (cas des *Carex* du Turkestan).

● Des espèces vivaces, à organes aériens permanents. Celles-ci comprennent :

— des arbres et arbustes à racines très profondes et à feuillage réduit (acacias) ;

— des buissons bas, à forme tortueuse, à croissance rapide en saison humide, donnant à cette époque de grands rameaux et de grandes feuilles ; au début de la saison sèche, ils présentent un ralentissement de la croissance, donnant des rameaux courts à petites feuilles qui tombent au milieu et à la fin de la saison sèche (armoises du Turkestan) ;

— certains buissons sans feuilles ou à feuilles réduites à des écailles (saxaouls du Turkestan) ;

— des Graminées à feuilles enroulées en gouttière, à racines profondes ;

— des plantes succulentes à réserves d'eau, à faible transpiration et à racines superficielles étendues sur une grande surface.

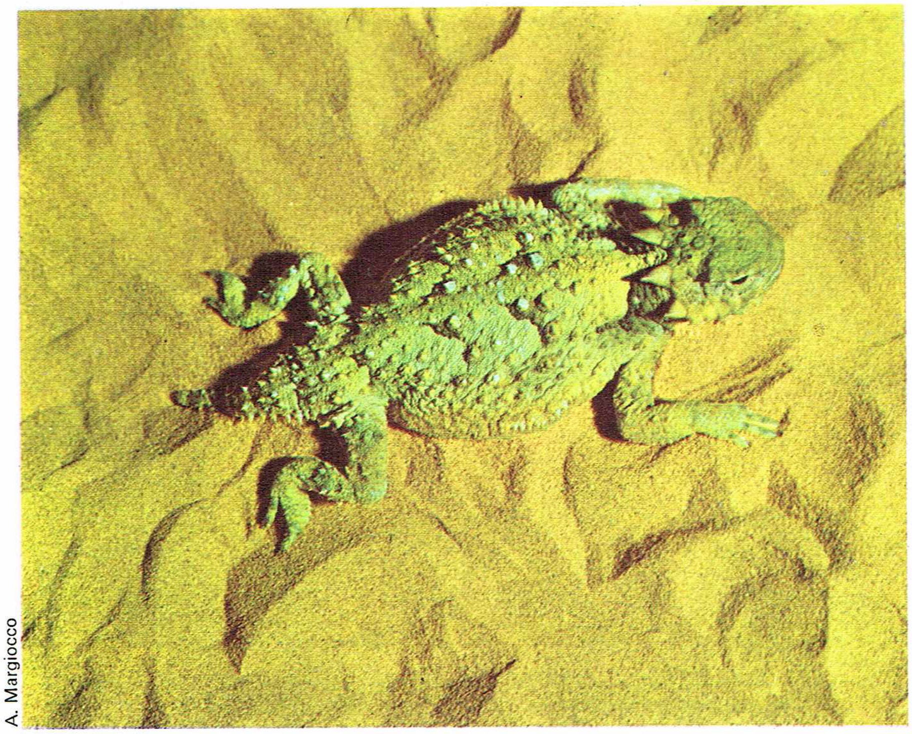
Les adaptations des plantes aux conditions de vie désertique sont remarquables, et des familles très lointaines les unes des autres présentent à cet égard des convergences. L'aspect cactiforme est fréquent, avec des raquettes, des cierges, ou des formes coralliformes complexes, comme celles des euphorbes de Madagascar. Parmi ces cactiformes, citons les Cactées du Nouveau Monde, les *Didierea,* les *Alluaudia* qui sont des Didiéracées spectaculaires de Madagascar ; dans le type *Agave,* citons les agaves, les aloès, les *Sanseveria ;* dans le type *Dracaena,* les *Dracaena* d'Afrique et de Madagascar avec le bouquet de feuilles apicales, les *Yucca* d'Amérique et les *Pandanus* de certaines régions semi-arides. D'autres plantes présentent un port renflé en bouteille, de petite ou grande dimension, comme les baobabs, dont les réserves d'eau peuvent servir à l'homme, qui stocke l'eau dans des excavations latérales de l'arbre, ainsi que les *Pachypodium* arborescents.

★ *Faune et chaînes alimentaires*. Comme les plantes, les animaux sont très adaptés aux conditions désertiques ; étant donné les difficultés de la vie, les espèces ainsi que les populations sont peu nombreuses.

Les déserts caillouteux comme celui du Betpak-Dala dans le Turkestan sont particulièrement pauvres, de même que les déserts argileux ; par contre, la vie est plus riche dans les déserts sableux. La faune actuelle représente les vestiges d'une faune qui a subi l'influence soit des glaciations, soit des modifications climatiques qui ont abouti à la disparition de la majeure partie de la végétation et des animaux. Ainsi, les peintures rupestres du Sahara révèlent que des éléphants, rhinocéros, girafes et antilopes peuplaient ces régions il n'y a pas si longtemps. Les peuplements des déserts comprennent deux grands groupes : les animaux aquatiques et les animaux terrestres.

La faune aquatique d'eau douce et d'eau salée n'est pas totalement absente : elle est représentée par des Éponges, des méduses, des sangsues, de nombreux Crustacés dont des crabes ; les Insectes aquatiques sont eux aussi bien représentés : Coléoptères, Hémiptères *(Nepes, Notonectes),* Libellules, Diptères (chironomes, moustiques, Tabanides) ; on trouve même des Mollusques aquatiques (limnées, bullins, planorbes), etc., et des Lamellibranches (*Cardium edule* au Sahara). Il y a également de nombreux Poissons (Cyprinides, silures, etc.), des crapauds et grenouilles dans les rares mares permanentes, ainsi que tout un groupe d'Amphibiens vivant la majeure partie du temps sous terre et qui sortent juste après les pluies pour pondre. Les Oiseaux aquatiques sont nombreux : poules d'eau, pélicans, hérons crabiers, ombrettes, cigognes, marabouts, etc.

En ce qui concerne la faune terrestre, on trouve des Crustacés comme les Isopodes, ou cloportes, dont la présence est remarquable, des Scorpions, qui représentent



A. Margiocco

▲ *Un phrynosome, ou lézard cornu, Reptile vivant dans les déserts du Nevada* (**Phrynosoma platyrhinos**).

les vestiges d'une faune très ancienne et sont des reliques de la faune locale, parfaitement adaptés au désert. Citons également les solifuges, ou galéodes, gros Arachnides d'une grande agilité, aux chélicères puissants, qui s'attaquent aux Insectes mais ne sont pas venimeux. Les Araignées sont très nombreuses (comme les grosses lycoses, qui creusent des terriers assez profonds). Les Acariens comptent des Ixodes, ecto-parasites des chameaux, des bœufs, etc., et des Ornithodores, vivant dans le sable et vecteurs de la spirochétose (fièvres récurrentes), ainsi que des argas qui parasitent les volailles. Les Acariens Trombididés se rencontrent dans différentes régions. Les Insectes, bien représentés, comptent des Thysanoures (lépismes), quelques Collemboles, de nombreux Orthoptères dont la tribu des sauterelles *Batrachotetrigini*, aptères, qui se retrouvent dans les principaux déserts du monde, formant peut-être des reliques d'une ancienne population. On rencontre également des Acridiens migrateurs, comme le criquet pèlerin *(Schistocerca gregaria)*. Les Mantides (mantes) sont bien représentées par des Érémiaphiles. Les Blattides présentent souvent des formes aptères. Les termites sont nombreux et forment une population importante dans certains déserts, par exemple le Sahara. Les Hémiptères comprennent des espèces phytophages (réduves et cochenilles), souvent attachées à des plantes déterminées (tamarix, Salsolacées). Les Coléoptères forment une population importante, où l'on observe surtout des Ténébrionides Mélasomes *(Pimelia, Akis, Blaps)* qui présentent une résistance extraordinaire et peuvent rester à jeun pendant une très longue durée ; ces formes aptères sont surtout nocturnes. Les papillons comprennent des Psychides, des Hétérocères, ainsi que des Rhopalocères spécifiques du Sahara ; citons l'espèce *Papilio machaon*, dont les chenilles vivent sur les Ombellifères mais qui peuvent s'attaquer aussi aux Papilionacées, et la vanesse du chardon (*Vanessa cardui*, ou « belle-dame »). Les Hyménoptères comptent des guêpes *(Vespa)*, des Scolides, des Euménides et des Sphégides. Les fourmis, très bien représentées, forment avec les termites, dans certaines régions, une fraction très importante de la biomasse ; citons les fourmis moissonneuses *(Messor)* et les fourmis chasseresses *(Myrmecocystus)* du Sahara. Les Diptères sont extrêmement nombreux : on trouve la mouche domestique, des *Calliphora*, des stomoxes, des hippobosques (« mouche araignée »), des Tabanides, des chironomes (vers de vase), des Cératopogonides et des moustiques.

▼ *Certains Rongeurs sont typiques des milieux subdésertiques, notamment des « souris » telles que la gerbille du Mali* (**Taterillus gracilis**).



J. Six

Les Vertébrés terrestres comprennent de très nombreux lézards (geckos, agames, varans, etc.) ; on les rencontre sur le sable ou dans les déserts rocheux. Tous sont bien adaptés à la progression sur le sable, notamment les scinques, qui possèdent des pattes très réduites leur permettant aussi bien de glisser sur le sable que de s'enfoncer dans le sable. Le lézard le plus caractéristique du Turkestan est *Phrynocephalus interscapularis*, appelé krouglogolovka. Les Oiseaux proprement désertiques sont représentés par un petit nombre d'espèces, parmi lesquelles les plus communes sont les corbeaux, alouettes, fauvettes, mésanges, pies-grièches, moineaux, pigeons, traquets, gangas, outardes, etc. La plupart d'entre eux sont insectivores : ils peuvent vivre loin de l'eau, utilisant celle contenue dans les Insectes. Par contre, les granivores (gangas, pigeons) sont obligés de vivre près des points d'eau. Les rapaces sont représentés par les buses, busards, aigles, etc. Les insectivores comprennent des hérissons et des « rats à trompe » (Macrocélides). Les chauves-souris sont peu nombreuses en raison de la rareté des abris et des Insectes ailés. Les Rongeurs sont très nombreux et des plus caractéristiques : lièvres *(Lepus)*, ochotones qui amassent des provisions pour les mauvaises saisons, écureuils terrestres *(Citellus)*, gerboises proprement dites, ainsi que d'autres types de Rongeurs qui ressemblent aux gerboises, comme la « souris-pygmée » *Perognathus*, le rat-kangourou *Dipodomys ;* le type morphologique gerboise se retrouvant ainsi dans divers genres de familles différentes de Rongeurs. Les « souris » : gerbilles, mériones, *Psammomys, Acomys* (souris épineuses), etc., sont aussi très nombreuses ; les mériones creusent de très grands terriers, comportant de nombreuses galeries, chambres à provisions et nids où pullulent les puces (dont certaines peuvent être vectrices de la peste, notamment au Turkestan, en Iran, etc.). Les Ongulés sont bien représentés : les Bovidés comprennent des mouflons, des bouquetins, des antilopes saïgas, addax, oryx, des Équidés dont le cheval de Przewalski et l'âne sauvage ; Citons aussi les hémiones, les onagres et les chameaux. Les Hyracoïdes, représentés par les damans (de la taille d'un lapin), vivent dans les rochers et sont végétariens et nocturnes. Les Carnivores sont représentés par le loup (Asie), le fennec, le ratel, la zorille et différents Félidés (désert d'Asie).

Si l'on considère le désert en tant que biocénose, on remarque que dans la végétation, ce sont les Graminées qui y acquièrent la prépondérance dans la lutte pour l'existence : elles dominent et forment parfois des peuplements importants sur de vastes étendues. La végétation, bien que pauvre, assure la vie du monde animal du désert ; dès qu'elle s'enrichit, la faune devient plus diversifiée et importante.

Par exemple, l'étude de la biocénose désertique du désert de Betpak-Dala (Turkestan), constitué de régions rocheuses ou caillouteuses ainsi que de bassins salés sans écoulement (solontchak), montre que la végétation y est formée de buissons épineux *(Salsola)*, de l'armoise *(Artemisia)*, ainsi que de tulipes en quantité importante

Les animaux y sont peu nombreux. Si les Lépidoptères et les Orthoptères sont très rares, les Coléoptères Ténébrionides, qui composent la majeure partie de l'entomofaune de ce désert, le sont moins : *Cyphogenia, Podomala, Blaps,* etc. On rencontre aussi des Carabides et des Cérambycides. Ce désert, pauvre en Vertébrés, comporte néanmoins de nombreux fouisseurs *(Alactaga, Ellobius),* des hérissons, des antilopes djeïrans et des loups. Les Oiseaux, très rares, sont représentés par le traquet du désert, le pipit rousseline, la fauvette, l'alouette, l'outarde et le hibou. Les Reptiles sont peu nombreux. Ainsi, les oignons de tulipes et autres bulbes, qui constituent l'élément de base de la chaîne alimentaire, assurent la vie à de très nombreux Rongeurs, ces derniers servant eux-mêmes de nourriture aux hiboux, loups, etc., de sorte que le cycle alimentaire ne possède parfois que trois éléments. Par contre, dans les oasis, les cycles sont plus complexes et plus longs, avec la présence d'Oiseaux, comme les canards, les chevaliers et d'autres espèces servant de proies aux hiboux et busards, et qui dépendent des Insectes.

Dans le cas d'un désert sableux, comme celui de Kara-Koum, les relations entre le monde végétal et le monde animal sont plus riches et plus complexes.

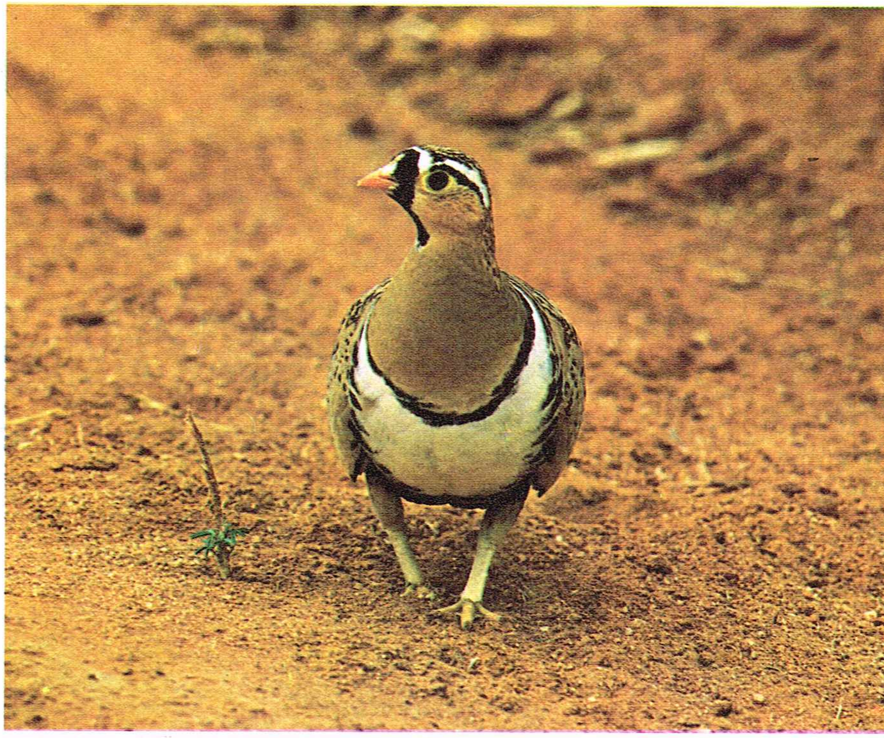
La végétation herbacée comporte surtout des *Carex* ou des Graminées *(Poa, Bromus)*. Les *Carex,* les bulbes de *Poa* servent de nourriture aux pietschankis *(Gerbillus meridianus) ;* les *Carex* et autres plantes sont aussi mangés par les lièvres et les moutons.

Les buissons et les plantes herbacées servent de nourriture aux chameaux et aux gerboises. Certains Oiseaux (gangas et alouettes huppées) consomment les graines des différentes plantes et buissons. Les Insectivores, comme les hérissons, et de nombreux Oiseaux (crécerelles, fauvettes) se nourrissent d'Insectes, tandis que les engoulevents et les martinets se nourrissent surtout des Insectes ailés : mouches, moustiques et taons, les mouches étant liées surtout à la présence du fumier. Les lézards, qui se nourrissent d'Insectes, sont eux-mêmes les proies des serpents. Les différents Rongeurs, gerboises, souslikis et lièvres, servent de proies aux différents Carnivores (des chats sauvages, des renards et des Oiseaux prédateurs, comme la buse féroce, l'aigle fauve et le corbeau) ainsi qu'aux serpents. Le fumier laissé par les animaux herbivores, en particulier par les chameaux, permet le développement de beaucoup d'Insectes, en particulier des Coléoptères coprophages, lesquels servent de nourriture de base aux lézards et aux Oiseaux (alouettes et huppes).

Les régions argileuses, inondées en saison des pluies, appelées *takyrs,* forment des centres d'attraction pour les troupeaux des nomades et pour des Oiseaux qui nichent à proximité de l'homme : moineaux, tourterelles, etc.

En étudiant une chaîne alimentaire, on s'aperçoit que plus la taille de ses éléments est faible, plus le chaînon de ses animaux est riche en individus et sa biomasse est grande ; par exemple, les Rongeurs classiques des déserts sont extrêmement nombreux, tandis que les aigles qui s'en nourrissent sont relativement rares, l'aire de chasse de chaque individu nécessaire pour assurer ses besoins et ceux de sa couvée étant très large. La biocénose du désert est caractérisée par une structure particulière avec, à la base, de nombreuses plantes vivaces et des animaux proprement désertiques sédentaires (Rongeurs, lézards, etc.). A ces groupes s'ajoutent certains groupes d'Oiseaux migrateurs saisonniers : corbeaux désertiques, gangas, traquets, tandis que d'autres Oiseaux font leur apparition dans les déserts d'une façon plus ou moins irrégulière : busards des marais, milans, hiboux, etc. Ce sont les espèces spécifiques du désert qui constituent les formes vitales pour les chaînes alimentaires ; celles-ci peuvent se modifier avec une dégradation de la biocénose, ou, par contre, se compliquer et se diversifier à la suite d'une amélioration du milieu. Ainsi, le désert ne constitue pas une unité fixe mais présente des modifications permanentes, dont témoignent d'ailleurs des vestiges très anciens.

La productivité des déserts, rapportée à une année, est extrêmement faible : elle est comparable à celle des zones de glaces ou de rochers. Whittaker et Likens (1972) indiquent : pour les semi-déserts, une productivité primaire de 0,7 t/ha/an, et, pour les déserts, de 0,03 t/ha/an seulement. Les déserts au sens large (glaces, rochers, zones à climat aride), bien qu'ils couvrent environ 1/6 de la surface des continents, n'apporteraient même pas 1/1 000 de leur productivité totale. Walter (1954) a montré que, comme dans les zones semi-arides, on observe dans les déserts une étroite corrélation entre leur productivité et la pluviosité : le long d'un gradient climatique, dans l'ouest de l'Afrique du Sud, pour 200 mm de hauteur annuelle de pluie, la productivité est de l'ordre de 1,5 t/ha/an et tombe à 0,7 t/ha/an pour 100 mm de pluviosité. Lorsqu'on exprime ces productivités par jour, on se rend mieux compte de leur faiblesse : moins de 5 mg/m^2/jour sont produits dans les déserts. Pour les déserts situés dans les régions chaudes et bien ensoleillées, l'apport d'eau par irrigation permet en principe les cultures ; cependant, en pratique, la quantité d'eau doit être très grande car l'évaporation est forte et conduit peu à peu à une concentration des sels du sol. Beaucoup de vestiges archéologiques témoignent d'efforts pour construire des systèmes d'irrigation : ainsi, en Israël, on a retrouvé récemment des cuves souterraines qui permettaient de recueillir et de conserver l'eau de ruissellement des rares pluies et de l'utiliser ensuite pour des cultures ; des techniques modernes ont tiré profit de telles découvertes. Cependant, comme le fait remarquer Odum (1971), les échecs passés montrent bien qu'il faut prendre en compte les bases naturelles avant tout essai d'aménagement : « Au moins, les ruines (de vieux systèmes d'irrigation) devraient nous avertir que le désert irrigué ne pourra continuer à s'étendre indéfiniment sans l'attention qui est due aux lois fondamentales de l'écosystème. »



P. Montoya - Pitch

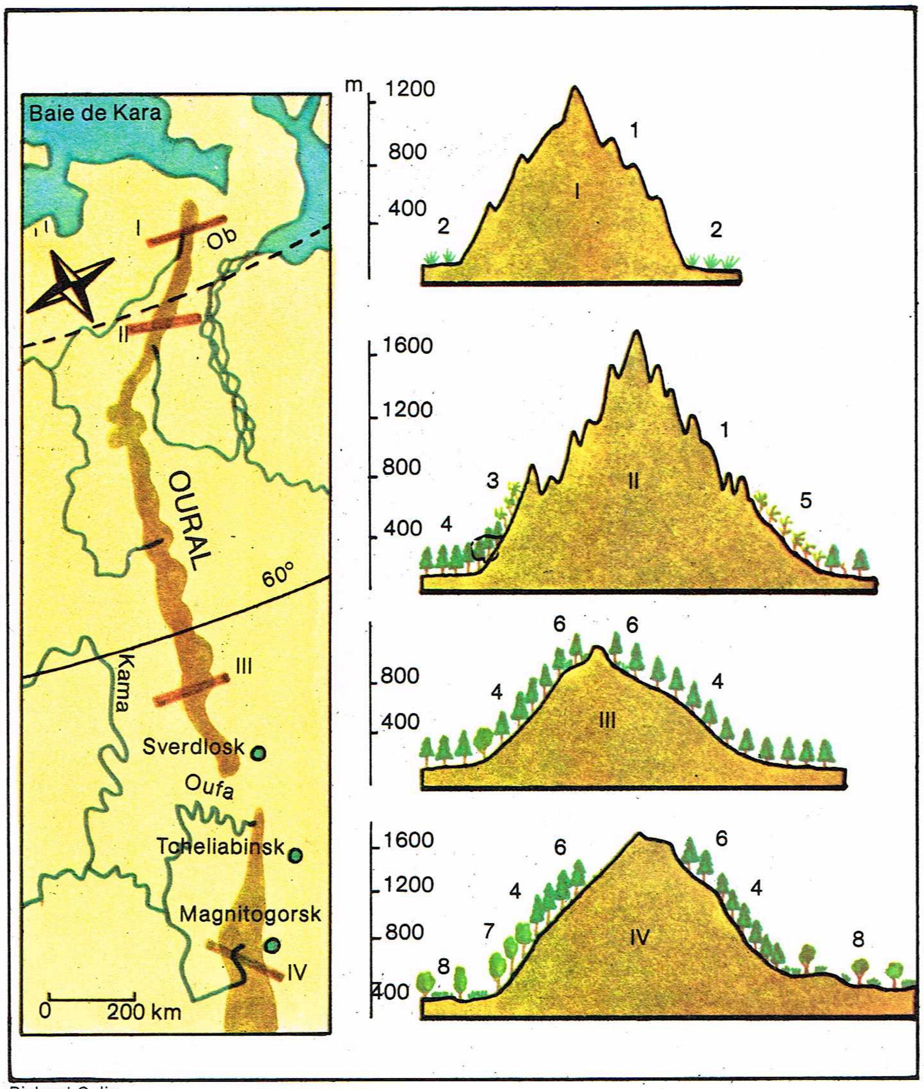
▲ ***Même dans les déserts des relations complexes entre le monde végétal et le monde animal existent en particulier au niveau des réseaux trophiques ; ainsi, les graines des différentes plantes et buissons servent de nourriture à certains Oiseaux comme le ganga à face noire* (Pterocles decoratus).**

La zonation de la végétation dans les montagnes

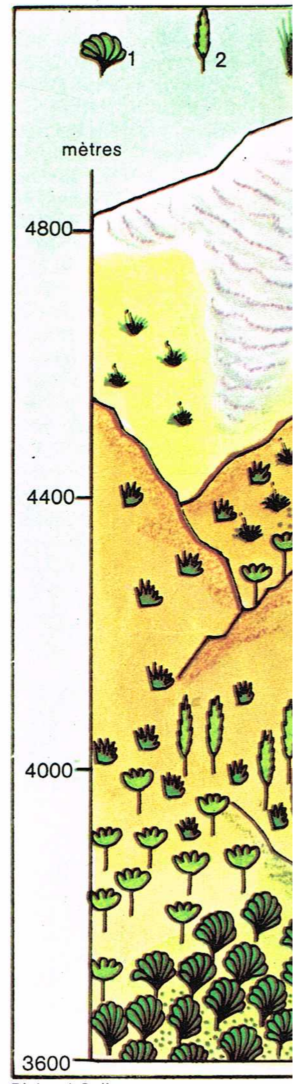
La végétation

La description de la zonation générale de la végétation correspondant aux grands biomes déterminés par le climat est valable en plaine et aux basses altitudes. Dans quelque région que ce soit, la présence d'un relief montagneux modifie la composition des communautés vivantes. En effet, les conditions climatiques changent avec l'altitude. La plus importante de ces modifications porte sur les températures : la température moyenne s'abaisse environ de 1 °C pour 20 m de dénivelé. Très schématiquement, on peut dire que les montagnes reproduisent, au fur et à mesure que l'on s'élève sur leurs flancs, une zonation comparable à celle qui s'observe globalement en passant, dans l'hémisphère Nord, des régions méridionales aux régions nordiques. En fait, ce schéma est trop grossier : il ne tient pas compte des autres modifications climatiques ou microclimatiques liées au relief (précipitations accrues,

▶ *A gauche, représentation schématique de l'étagement de la végétation dans l'Oural. Une série de coupes (I à IV), dont la localisation du nord au sud de la chaîne montagneuse est indiquée sur la carte de gauche, montre les variations de l'altitude atteinte par les différents groupements en fonction de la latitude. 1, toundra à Mousses et Lichens; 2, toundra buissonnante à bouleaux et saules; 3, bouleaux nains et fourrés de sapins et d'épicéas; 4, forêt de Conifères; 5, mélèzes dominants; 6, forêt-parc avec sapins et prairie; 7, feuillus de montagnes (chênes, tilleuls); 8, steppe boisée (d'après V.S. Sukatchev). A droite, représentation schématique (d'après Hauman) de l'étagement de la végétation dans le Kilimandjaro au-dessus de 3 600 m : 1, Éricacées arborescentes* (Philippia) *; 2, lobélies; 3, Graminées du bord des eaux; 4, séneçons arborescents; 5 et 6, diverses Composées (et pour le symbole 5, Cypéracées près des étendues d'eau); 7, Mousses et Fougères. Au-dessus de cette végétation, neiges éternelles. Aux altitudes inférieures à 3 600 m, d'après Hedberg, la végétation sur les flancs du Kilimandjaro se distribue ainsi : 3 000-3 500 m, étage des Éricacées avec séneçons et lobélies; 1 700-3 000 m, forêt montagnarde, avec ceinture de bambous (2 300-2 700 m), une forêt de feuillus (oliviers) et de Conifères* (Podocarpus, *genévriers*) *; en dessous de 1 700 m, savane.*



Richard Colin



Richard Colin

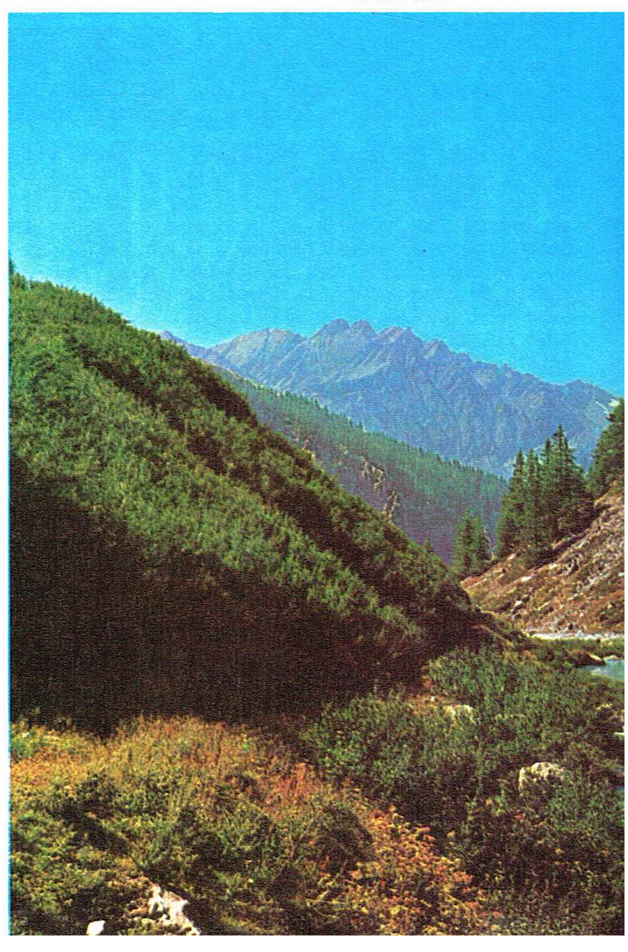
vents, ruissellement important...) et de la position géographique générale du massif montagneux.

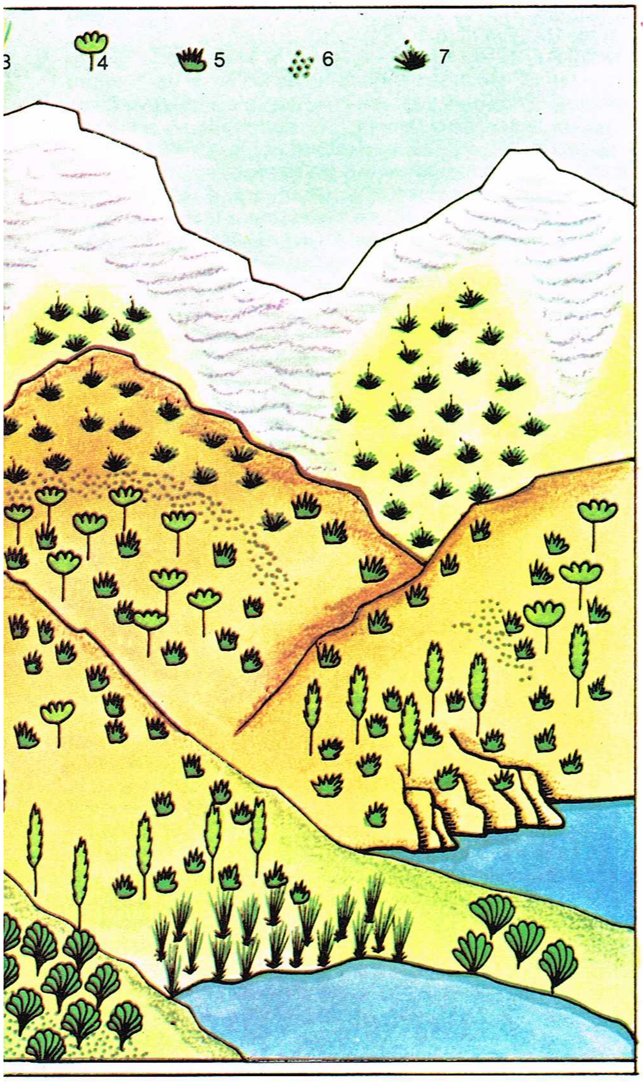
Sukatchev (1965) a présenté une série de cinq coupes ouest-est effectuées à travers l'Oural du nord vers le sud : celle qui est située le plus au nord montre que la montagne est recouverte de rochers et de la végétation de Mousses et de Lichens typique de la toundra; celles qui sont intermédiaires et placées dans la zone de la taïga font ressortir, en dessous de l'étage précédent, la présence d'un étage de Conifères qui atteint une altitude de plus en plus haute quand on se déplace vers le sud; enfin, la plus méridionale présente, au moins sur le flanc Est, un étage montagnard de feuillus. Dans ce cas, l'étagement reproduit assez bien la « zonalité » de la végétation. Cependant, si l'on considère l'étagement sur les flancs d'une montagne tropicale, comme le Kilimandjaro (4 800 m), la flore rencontrée n'évoque pas du tout la zonation générale du globe. C'est pourquoi le schéma proposé n'est pas assez précis : l'étagement et la zonalité ne doivent pas être confondus sans discernement.

A titre d'exemple, nous décrirons l'étagement de la végétation dans les Alpes du Nord. A la suite de l'étage collinéen, qui est caractérisé surtout par les chênes et s'élève jusque vers 800 m, on rencontre l'étage montagnard, avec le hêtre de façon générale, le sapin si l'humidité est assez forte et le pin sylvestre, qui se rencontre sur les sols pauvres et secs; l'étage montagnard s'élève en moyenne jusque vers 1 500 m (1 300 à 1 700 m). Au-delà, atteignant en moyenne 2 000 m (1 700 à 2 300 m) c'est l'étage subalpin, avec les Conifères; dans sa partie inférieure, domine l'épicéa, dans sa partie supérieure d'autres essences sont présentes, comme le mélèze, le cembrot, ou arole *(Pinus cembra)*, le pin de montagne; à cet étage, surtout dans la partie supérieure, les territoires déboisés peuvent être très étendus, sous l'action

▶ *Page ci-contre, en haut à droite, au-delà de 1 500 m et jusqu'à 2 300 m, dans les Alpes du Nord, l'étage subalpin est dominé par les Conifères.*

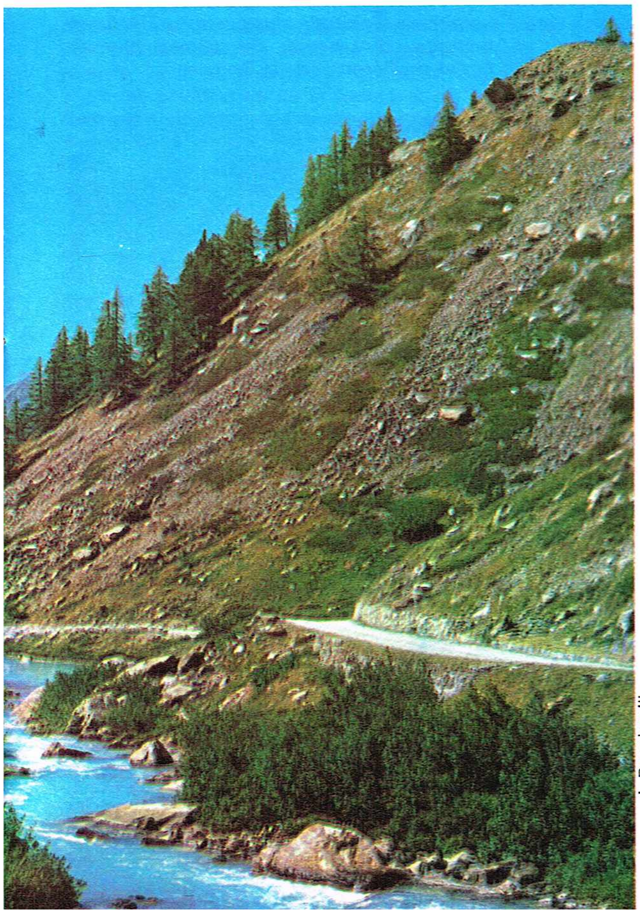
▶ *L'exposition différente des versants d'une vallée fait qu'ils sont soumis à des conditions climatiques et microclimatiques très dissemblables. L'aspect de la végétation sur l'ubac (à gauche ici), versant humide exposé au nord, et sur l'adret (à droite ici), versant exposé au sud, traduit bien cela.*







Archives P2

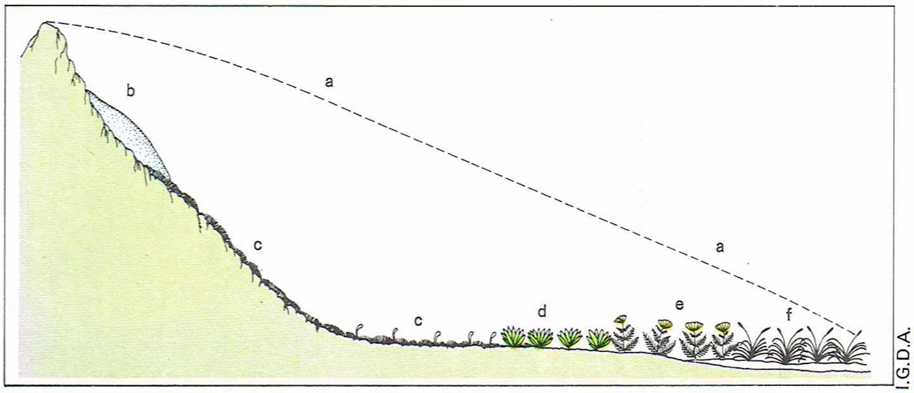


I. Bucciarelli

du pâturage notamment, et présenter alors l'aspect de pelouses subalpines. En s'élevant encore, à l'étage alpin, on trouve l'edelweiss (qui se trouve aussi en prairie), la linaire des Alpes *(Linaria alpina)*, la primevère auricule, etc.

Les pelouses plus fermées avec Graminées sont aussi très riches. Sur silice, on rencontre *Festuca spadicea*, le nard raide *(Nardus stricta)* dans les endroits très pâturés, *Centaurea uniflora*, le trèfle des Alpes, la campanule barbue, la nigritelle, etc.; sur calcaire, poussent *Salix reticulata*, la gentiane de Clusius, *Carex sempervirens*... Les endroits humides (fontaines, ruisselets) sont aussi porteurs d'une flore particulière très variée : *Saxifraga aizoides*, *Bartschia alpina*... L'apport azoté, lié aux déjections des animaux pâturant, détermine, aux lieux favoris d'arrêt du bétail autour des bergeries, la présence exclusive de quelques espèces nitrophiles bien particulières : *Rumex alpinus* et *Chenopodium bonus-henricus*.

▼ ***Représentation schématique de la succession des associations végétales en fonction de la durée d'enneigement (l'exemple concerne le mont Mindjoch dans le massif de la Bernina) : a, niveau de la neige au printemps ; b, résidu estival de neige ; c, tapis de*** **Polytrichum sexangulare** ***; d, faciès à*** **Gnaphalium supinum** ***; e, faciès à*** **Ligusticum mutellina** ***; f, association à*** **Carex curvula.**



I.G.D.A.



S. Stefenelli

▲ *Le bouquetin est un des herbivores les plus caractéristiques de la faune alpine européenne.*

Les combes à neige, petites cuvettes conservant plus longtemps des plaques de neige, renferment une végétation à période annuelle d'activité très courte. On observe même une zonation très caractéristique à partir du point où reste la dernière neige ; on rencontre le saule nain *(Salix herbacea)*, la soldanelle, des gentianes *(Gentiana verna, Gentiana acaulis)* et une petite Mousse, *Polytrichum sexangulare*.

A la base de l'étage alpin et dans l'étage subalpin supérieur se développent divers types de landes, dans lesquelles dominent des Éricacées : les landes à azalée naine *(Loiseleuria procumbens)*, à rhododendrons, à camarine *(Empetrum nigrum)*, à genévrier nain. Enfin, les bois d'aulnes verts, qui colonisent les couloirs de passage des eaux sur éboulis assez fins, sont aussi très typiques de ces niveaux ; ils sont souvent intriqués avec un groupement de hautes herbes : la mégaphorbiée, qui comprend le lis martagon, la grande astrance, la renoncule à feuilles, l'aconit tue-loup...

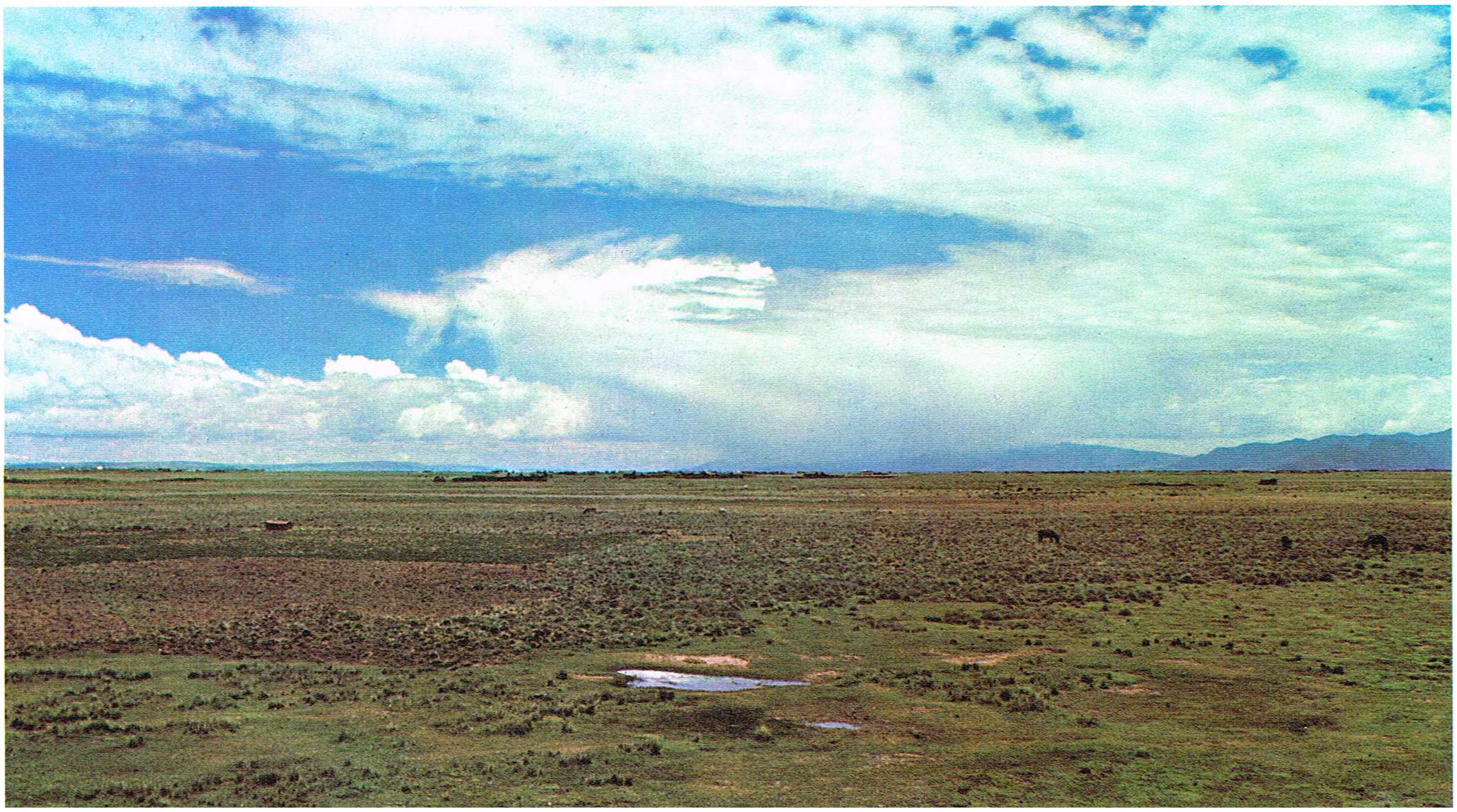
La faune

La faune est assez différente de celle de la toundra arctique. Parmi les Mammifères, les plus spectaculaires sont les grands herbivores : le bouquetin, le chamois et la marmotte, qui creuse des terriers ; les petits Mammifères carnivores sont aussi présents : renard, martre, fouine, hermine... Parmi les Rongeurs, il faut citer le lièvre variable, l'écureuil, les lérots, ainsi que les campagnols et les mulots. Quelques Oiseaux sont typiques de l'étage alpin : lagopède, perdrix bartavelle, niverolle, accenteur alpin, chocard, aigle royal ; d'autres sont typiques des étages forestiers : tétras, casse-noix, bec-croisé, mésange alpestre, merle à plastron. Les rares espèces de Reptiles présentes sont vivipares, ce qui en permet la reproduction malgré les températures basses ; on peut considérer que, sans cela, la chaleur serait insuffisante pour l'éclosion d'œufs. La vipère, l'orvet, le lézard vivipare et quelques couleuvres se rencontrent parfois jusqu'à 2 000 m. Parmi les Amphibiens, le triton alpestre, la grenouille rousse et le crapaud sont ceux qui atteignent les altitudes les plus élevées. Le Poisson alpin le plus répandu dans les lacs d'altitude est la truite, que l'on trouve jusqu'à plus de 2 500 m ; le vairon, de taille beaucoup plus petite *(Phoxinus laevis)*, est aussi présent.

Parmi les Invertébrés, les Insectes ont une place prépondérante : l'été permet l'apparition de nombreuses espèces, surtout parmi les Lépidoptères, les Coléoptères et les Orthoptères (criquets). Cependant, seules des espèces diurnes sont présentes, car la nuit la température est trop basse pour permettre une activité ; globalement, la proportion de formes sans ailes est plus forte qu'en plaine, ce qui est en relation avec la présence très fréquente de vents forts. Certaines espèces parcourent la totalité de leur cycle dans la zone alpine ; d'autres sont des migrantes estivales venant d'une altitude plus basse ; enfin, quelques individus sont transportés accidentellement par le vent.

Malgré des études très poussées concernant les inventaires faunistiques, les problèmes biogéographiques, etc., on est à peu près totalement dépourvu de données concernant les transferts énergétiques dans l'écosystème. On se contente souvent d'assimiler la zone subalpine des Conifères à la taïga, et de considérer l'étage alpin comme correspondant à une toundra alpine voisine de la toundra arctique. Une telle approche n'est pas pleinement satisfaisante, d'autant plus que des formations analogues sont présentes dans beaucoup de régions du globe. On a ainsi diverses « prairies » d'altitude : les *paramos* d'Afrique orientale, d'Amérique, d'Australie, de climat humide mais froid, les *punas* du Pérou et de la Bolivie.

▼ *Un aspect de la « puna », prairie à 4 000 m d'altitude dans les Andes péruviennes (près de Pomata).*



N. Cirani

L'ÉCOLOGIE APPLIQUÉE A LA GESTION DES RESSOURCES NATURELLES

Il est évident à chacun, tout au moins s'il accepte d'étendre son regard sur l'ensemble de notre planète, que de très graves problèmes se posent, essentiellement à cause de l'expansion démographique humaine. Or, la nourriture des hommes vient des ressources naturelles, le plus souvent produites par des systèmes agricoles, qui apparaissent comme des écosystèmes simplifiés créés par l'action de l'homme. L'homme, être vivant entièrement dépendant des systèmes qui régissent le fonctionnement naturel de la biosphère, est partie intégrante de celle-ci : conserver et gérer avec soin les ressources naturelles renouvelables constituées par la production des cultures, des forêts, des espaces « intermédiaires » (ou zones marginales, comme les landes, les marais), des mers... devrait être la préoccupation primordiale de l'humanité, car c'est la survie même de l'espèce humaine qui est en question.

L'utilisation des minerais et des combustibles fossiles a permis le développement rapide de certains secteurs de l'activité humaine. Les progrès technologiques ont ainsi créé l'illusion qu'il était possible de s'affranchir de la nature. Cependant, la récente « crise du pétrole » est venue confirmer les avertissements de ceux qui insistaient, depuis déjà quelques années, sur le fait que ces ressources ne sont pas renouvelables (à notre échelle de temps). Il faudrait ajouter que l'énergie ainsi fournie n'est qu'un appoint, relativement faible, par rapport à la source énergétique essentielle qu'est le Soleil. En outre, le développement industriel s'est accompagné de l'apparition de diverses pollutions et nuisances qui portent atteinte à la santé de l'homme et aux équilibres naturels. L'usage de ce « supplément » énergétique dû aux progrès technologiques de l'homme nécessite donc quelques précautions.

Les écologistes, par l'objet même de leurs études, sont bien placés pour comprendre et faire comprendre autour d'eux les mécanismes qui régissent les rapports de l'homme et de l'ensemble des autres êtres vivants formant la nature. Lorsque certains ont signalé des erreurs et tenté d'éviter des dégradations en alertant l'opinion, il a trop souvent été facile, par ignorance ou par mauvaise foi, de ne tenir aucun compte de ces mises en garde et de considérer les écologistes comme des rêveurs ou des passéistes.

J. Dorst, dans son très remarquable ouvrage *Avant que Nature ne meure* (1965), fut l'un des premiers à sensibiliser l'opinion dans ce domaine. Il proposait déjà une voie réaliste : « Il est urgent que cesse un vieil antagonisme entre les protecteurs de la nature et les planificateurs. Il faut sans doute que les premiers comprennent que la survie de l'homme sur la terre exige une agriculture intensive et la transformation profonde et durable de certains milieux, et qu'ils abandonnent de ce fait beaucoup de préjugés sentimentaux, dont certains ont nui gravement à la cause qu'ils défendent. Mais il faut, en revanche, que les technocrates admettent que l'homme ne peut s'affranchir de certaines lois biologiques, que l'exploitation rationnelle des ressources naturelles ne signifie nullement leur dilapidation ou la transformation automatique et complète des habitats. »

Pour apprécier le rôle de l'homme vis-à-vis des écosystèmes, il est nécessaire de décrire son action. Dans une première partie, nous envisagerons seulement les aspects négatifs destructeurs, soit en général ceux qui se produisent au niveau des espaces naturels, soit plus particulièrement ceux qui sont dus aux activités modernes polluantes. Un deuxième volet montrera comment la prise en compte de certaines connaissances en écologie pourrait aider à la rectification des erreurs passées, et à une meilleure préparation de l'avenir.

La destruction des milieux naturels

La modification du couvert végétal

Dès que l'homme, dans les temps préhistoriques, a commencé à développer une civilisation, son action a eu un impact sur la nature. Lorsque les hommes, peu nombreux d'ailleurs, ne prélevaient dans le milieu naturel que le nécessaire pour leur nourriture, et cela par la cueillette et la chasse, la végétation et la faune n'étaient que très faiblement atteintes et le climax forestier persistait sans mal, là où les conditions climatiques le permettaient. C'est l'utilisation du feu qui a marqué le début de dégradations plus importantes, car c'est là un moyen puissant de destruction qu'il n'est pas toujours aisé de contrôler. Le feu a été un des premiers outils de déforestation et de défrichement : il a permis le développement des civilisations rurales fondées d'abord sur l'élevage puis davantage sur les cultures.

Aujourd'hui encore, beaucoup de paysages dans de nombreuses régions du monde et sous tous les climats sont marqués par cette utilisation humaine du feu, et il serait facile d'en retrouver les traces, surtout dans les régions tropicales. Les coupes définitives de forêts, parfois l'enlèvement de l'humus (écobuage), la mise en culture des zones trop exposées au lessivage ou au ruissellement, certaines pratiques d'élevage (nomadisme, semi-nomadisme, élevage des chèvres...) ont aussi largement contribué à la dégradation de milieux naturels, conduisant parfois à une véritable désertification.

Cependant, certains systèmes artificiels, qui ont été établis progressivement et de façon empirique, représentent une modification parfaitement tolérable du milieu naturel ; ils remplissent leurs fonctions de sources alimentaires (cultures, prairies supportant le bétail) ou de productions de matières premières (bois), et réalisent parfois même des paysages harmonieux. De fait, dans un pays comme le nôtre, il n'existe plus guère d'espaces totalement naturels, sauf peut-être en quelques localités très précises et en haute montagne. Tous les ensembles végétaux qui nous sont familiers sont plus ou moins marqués par l'action humaine ; ils sont donc semi-naturels, sinon totalement artificiels ; même la forêt, qui apparaît à beaucoup comme l'exemple idéal du lieu sauvage, est en réalité le résultat de l'œuvre patiente du forestier.

La dégradation du couvert végétal, ou sa destruction totale par endroits, continue de se produire sous nos yeux, fréquemment à une vitesse accrue à cause de la puissance technique dont disposent les aménageurs, les constructeurs, etc.

Le littoral est le plus durement atteint. Les dunes, mal protégées d'une fréquentation désordonnée du public, perdent la végétation qui les fixent : le sable est alors emporté vers l'intérieur par le vent. Dans le nord de la France, on a récemment assisté à un pillage de sable. La destruction des dunes et de leur végétation n'est pas seulement déplorable, du fait de leur richesse floristique

▼ La dégradation du couvert végétal, ou sa destruction totale par endroits, est liée à divers aménagements, telles ces constructions situées en bordure immédiate de la mer ; ici, un complexe hôtelier à Porto Cervo en Sardaigne.



T. Poggio

et faunistique particulière, de leur importance esthétique ou pour les loisirs; c'est aussi un dommage non négligeable à cause de la perte de protection physique de la zone située immédiatement en arrière vis-à-vis de l'action du vent, des projections d'eau salée et de leurs conséquences sur la douceur du climat, les cultures et l'entretien des habitations. Sur tous les types de côtes, on assiste à une emprise de plus en plus grande de constructions situées en bordure immédiate de la mer : la destruction des biocénoses liées à cette situation s'accompagne, en outre, d'une privation de jouissance pour l'ensemble des citoyens. Le mal est tel que l'on a même proposé, comme une panacée, la conservation « d'un tiers sauvage »! En outre, les routes situées très près du bord de mer, difficiles à établir sur côte rocheuse (ouvrages divers) et coûteuses à entretenir en zone sableuse, détériorent aussi le milieu; aux alentours immédiats, elles rendent finalement l'accès peu agréable au touriste, même si elles paraissent le faciliter.

Les zones lagunaires et les marécages en général sont très souvent drainés, asséchés, voire comblés, sans que le bénéfice d'une utilisation ultérieure soit toujours clairement établi. Or, ces « zones humides » sont des biotopes favorables, notamment, au passage des Oiseaux migrateurs; réduire trop fortement de tels espaces, c'est à terme menacer l'existence de ces espèces.

Dans des zones agricoles, un équilibre, parfois établi de longue date, est brusquement rompu par des travaux sacrifiant promptement au modernisme, avant même que des études préalables (écologiques, hydrologiques, pédologiques et climatologiques) aient été entreprises pour tenter d'en prévoir les effets ultérieurs. Cette attitude a été illustrée par la destruction inconsidérée des haies dans les pays de bocage lors des opérations de remembrement. Il s'agissait essentiellement d'accroître la taille des parcelles pour faciliter le passage de machines agricoles, mais aussi pour récupérer des surfaces occupées par les haies, augmenter les rendements par la suppression des zones d'ombre, et par la disparition des refuges des parasites. En réalité, le faible rendement au voisinage immédiat de la haie est compensé par un accroissement se produisant ailleurs, dû principalement à la protection contre les vents desséchants. En outre, les haies abritent des biocénoses complexes qui comprennent aussi tous les destructeurs des parasites; elles servent de milieux de vie (nourriture, nidification...) pour beaucoup d'Oiseaux insectivores et pour divers gibiers; leur présence ralentit le ruissellement des eaux et par conséquent l'érosion; enfin, l'abri qu'elles forment pour le bétail n'est pas inutile. Au demeurant, il est nécessaire de prendre en compte l'aspect esthétique général du paysage. Un moyen terme entre les exigences techniques et les impératifs biologiques aurait été le maintien d'un maillage de taille raisonnable; cela aurait évité beaucoup de déboires, et peut-être même des inondations à caractères catastrophiques; sur ce dernier point, la preuve scientifique est difficile à apporter, mais l'hypothèse doit cependant être retenue et soigneusement examinée (pour la région de Quimper par exemple).

Pour les zones de grande culture sur bonnes terres, en plaine, plusieurs auteurs, dont K. Watt (1973), ont fait remarquer que, du fait qu'une ferme ou un village formaient le premier noyau originel de certaines villes, celles-ci s'étaient étendues sur des terres à vocation agricole, ainsi perdues pour la production. Cette mise hors circuit de bonnes terres agricoles a lieu actuellement en France dans presque tous les cas d'implantation de villes nouvelles, surtout celles de la région parisienne, qui présentent en outre l'inconvénient de se greffer directement sur l'énorme agglomération déjà existante et de la gonfler encore. Par contre, en Angleterre, pour Londres, les plans mis en œuvre beaucoup plus tôt ont conduit à prévoir des générations successives de villes nouvelles de plus en plus éloignées du centre (maintenant près de 100 km) et à conserver de très importantes ceintures vertes. Il est significatif que l'emprise des constructions de toutes sortes (habitations, établissements industriels, routes, etc.) commence maintenant à représenter, dans les pays dits développés, un pourcentage déjà important (de l'ordre de quelques unités de %) du territoire total.

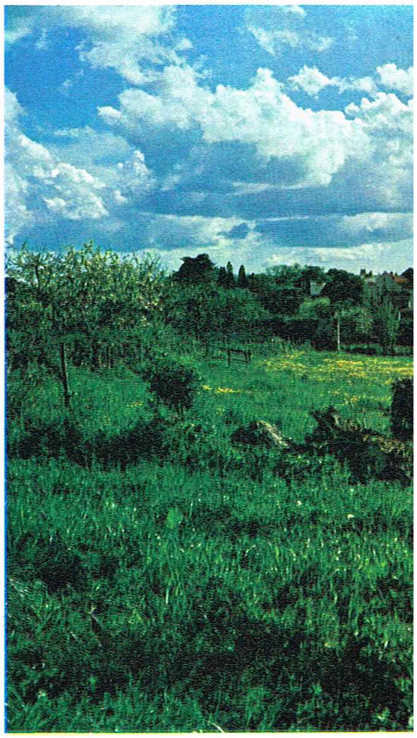
Les forêts sont aussi très fréquemment victimes du développement des équipements : ainsi, le choix des tracés d'autoroute a partagé nombre de massifs forestiers en deux. Bien que ce type de solution présente divers avantages indéniables sur les plans technique et financier, il est certain que les prises de décision ont lieu souvent dans le sens de la facilité : par exemple, on retient surtout le coût moins élevé du terrain en zone forestière. Les effets écologiques d'un passage d'autoroute ne sont pas nuls : outre ceux qui affectent la bordure et la zone immédiatement voisine (pollution et bruit), il convient de signaler l'effet de coupure, qui est fortement préjudiciable au maintien de la grande faune des forêts (Cervidés, sangliers).

En matière de forêts, sans nier les efforts entrepris pour conserver ce milieu privilégié, il faut signaler quelques pratiques critiquables, tels l'abus des coupes à blanc et la préférence donnée aux résineux.

Même des gestionnaires extrêmement scrupuleux ont cédé à ces pratiques dans les dernières années sous

▼ *L'abattage de haies (à gauche, avant; à droite, après) dans les pays de bocage a, dans les zones agricoles, rompu un équilibre parfois établi de longue date.*





Binois - Pitch

une pression politique de rentabilité accrue. Le débat parfois passionné qui s'est produit à ce sujet a conduit à une meilleure compréhension des problèmes économiques forestiers par les défenseurs de la nature et, réciproquement, les forestiers ont pris en compte un certain nombre de remarques de ces derniers.

Il faut noter dans ce domaine une nette tendance à l'amélioration : ainsi, les subventions accordées par le Fonds national forestier pour le boisement et le reboisement, jusqu'à maintenant limitées aux résineux, vont être étendues à plusieurs essences feuillues : le hêtre, le chêne rouvre, le chêne pédonculé, le sycomore, le frêne et le merisier. Il sera aussi possible de transformer des taillis en futaies feuillues au lieu de planter des résineux. En effet, malgré l'intérêt des résineux pour une production rapide, les préférer systématiquement n'est pas sans inconvénient : on a souvent évoqué à cet égard l'acidification des sols, mais le plus grave est sûrement leur grande sensibilité au feu. Il est probable que le bénéfice réel des plantations de pins laricio dans le Midi méditerranéen a été fortement réduit par les incendies très fréquents : sur une période de dix ans, on estime que 240 000 ha de forêts de Provence et de Corse ont été atteints par le feu, ce qui représente plus de 60 % de la surface forestière de ces régions.

Par ailleurs, la préférence accordée au système des plantations plutôt qu'au régime de la futaie jardinée conduit à l'utilisation des coupes à blanc, soit pour la régénération de zones traitées autrement, soit automatiquement lors de l'exploitation. Or, la dénudation brutale d'un sol forestier l'expose au lessivage (perte de fertilité) et au ruissellement (risque d'érosion). De plus, le public est extrêmement sensible à l'aspect désolé d'une parcelle coupée à blanc ; il faut bien reconnaître que le système de la plantation impose une période de non-pénétration très longue, et, même lorsque la plantation est âgée, l'alignement régulier fait perdre beaucoup au charme de la forêt. Le milieu forestier ne doit donc pas être considéré uniquement comme une usine à bois, car il représente aussi un lieu privilégié de détente et de contact avec la nature.

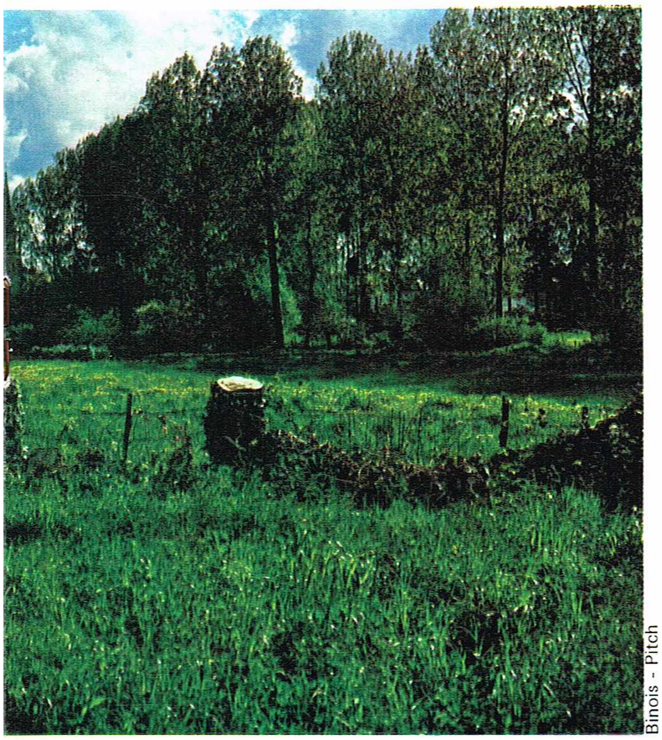
En zone tropicale, la forêt est très menacée. En Afrique, la pratique de la culture sur brûlis a été depuis longtemps une cause de déforestation ; de nombreuses savanes ont une origine anthropique. Le contact avec les civilisations industrielles n'a fait qu'accroître les dommages : actuellement, l'exploitation de la forêt se fait avec des moyens mécaniques très puissants et exerce de véritables ravages. L'introduction des cultures industrielles, comme celle du cacaoyer, a accéléré ces destructions : on estime qu'au Ghana, la forêt a été ainsi amputée de près de 85 % de sa surface ; il convient à ce sujet de se rappeler qu'au bout de quelques années les sols privés de leur couvert sont totalement dégradés par la latéritisation et soumis à l'érosion. Madagascar est également un des territoires les plus touchés : la forêt, qui, il y a un siècle, couvrait plus de 75 % de la surface de l'île, ne représente plus actuellement que 30 % du territoire. De même, le Brésil a perdu presque la moitié de ses forêts, et la mise en construction des axes routiers transamazoniens peut faire craindre, à partir d'eux, une dégradation accélérée, « en tache d'huile », par un défrichement qui n'apporterait qu'une prospérité trompeuse de quelques années.

A l'échelle de la planète la stérilisation des sols, leur érosion et la désertification, qui sont les conséquences des atteintes au couvert végétal, privent l'homme de ressources potentielles pour le futur : depuis moins d'un siècle, ce sont ainsi plus de 10 millions de km² (soit 14 % des terres utilisables), situés pour la majeure partie en Afrique ou en Asie, qui ont été perdus.



Marka - G. Heilman

▲ ***Les forêts sont très fréquemment victimes du développement des équipements ; ainsi, le choix des tracés d'autoroutes (ici, en Pennsylvanie, U.S.A.) a partagé nombre de massifs forestiers en deux ou plusieurs parties isolées les unes des autres.***

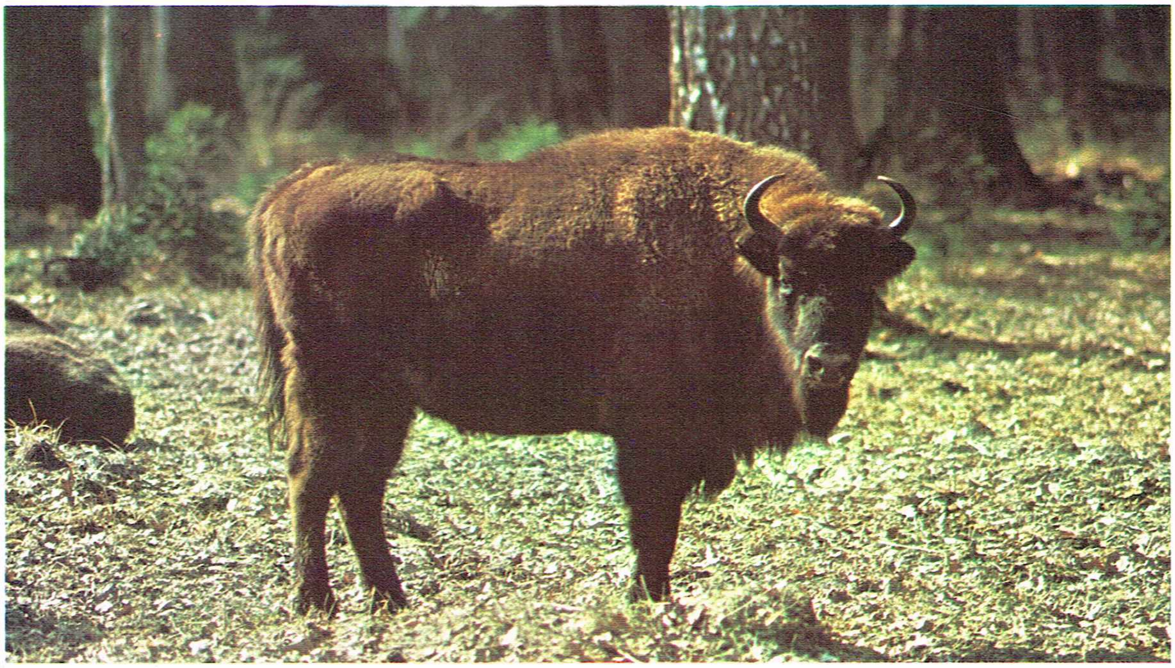


Binois - Pitch

La destruction des espèces animales

La destruction de la végétation et des biotopes dont elle forme la structure fonctionnelle de base porte, encore bien plus sûrement que la chasse ou la pêche sans limites, un coup fatal à de nombreuses espèces animales. Beaucoup d'espèces de petite taille disparaissent ainsi sans que personne, à l'exception de quelques scientifiques, ne s'en aperçoive. Par contre l'attention est plus facilement attirée par les grandes espèces, surtout Mammifères et Oiseaux. Mais il ne faut pas oublier que des activités humaines telles que la mise en culture, l'exploitation de

▶ *La destruction de la végétation, la chasse ou la pêche sans limites ont porté un coup fatal à de nombreuses espèces animales comme le bison d'Europe* (**Bison bonasus**) *qui a disparu au fur et à mesure de l'établissement des civilisations et ne subsiste plus que dans une réserve en Pologne.*



G. Vienne - F. Bel - Pitch

la forêt, l'assèchement des marais et aussi l'introduction d'espèces d'une région à l'autre, sont responsables de déséquilibres graves pouvant entraîner des disparitions parmi la faune.

Très tôt dans l'histoire de l'humanité, la chasse a pu amorcer ou précipiter le déclin de certaines espèces. Les animaux de l'époque quaternaire, tels que l'ours des cavernes, le mammouth, le rhinocéros à narines cloisonnées, le cerf géant, ont peut-être disparu sous la pression de l'homme, mais il est toujours difficile de faire la part exacte de ce qui est dû à l'évolution normale sous l'influence des conditions climatiques. Malheureusement, l'appréciation est plus aisée au fur et à mesure que l'on se rapproche de notre époque; on estime que depuis 2 000 ans une bonne centaine d'espèces de Mammifères ont disparu, dont presque 70 pendant le XXe siècle. Pour les seuls Mammifères, on compte toujours de 500 à 600 espèces menacées. Toutefois, l'examen des chiffres depuis 1900, par périodes de 20 ans, donne la séquence suivante : de 1900 à 1919, 23 espèces de Mammifères détruites; de 1920 à 1939, 27; de 1940 à 1959, 14; à partir de 1960, 3. Est-on sur la bonne voie ou bien le nombre d'espèces à anéantir a-t-il diminué?

Parmi les cas récents ou actuels, quelques exemples illustrent bien la folie destructrice des hommes. Si le bison d'Europe a disparu lentement au fur et à mesure de l'établissement des civilisations, au point de n'être plus qu'une relique soigneusement conservée dans une réserve en Pologne, le bison américain a échappé de justesse à une quasi-extermination en règle, extrêmement rapide. L'aire de ce bel animal, qui s'étendait sur l'ensemble de la grande plaine américaine, a commencé à se restreindre dès l'arrivée des premiers colons Européens. Au début du XXe siècle, la troupe, initialement estimée à plus de 70 millions de têtes, était pratiquement exterminée et limitée à un nombre restreint de très petites régions. La grande majorité des 70 millions d'animaux a été tuée dans une période de 70 ans seulement (de 1820 à 1890) : en 1893, il n'y avait déjà plus qu'un millier de bisons. Les scènes pittoresques, mais attristantes, ne manquent pas : citons les trains spéciaux, où le tir se faisait même à partir des compartiments, les tueurs laissant les animaux sur place après en avoir seulement prélevé la langue, le rôle du fameux Buffalo Bill Cody qui tua à lui seul 4 280 bisons et le record d'un certain Billy Tilghman qui en extermina 3 300 en sept mois! L'espèce fut sauvée *in extremis* par des mesures de protection et plusieurs troupeaux sont maintenant prospères dans des parcs américains et canadiens (10 000 têtes environ).

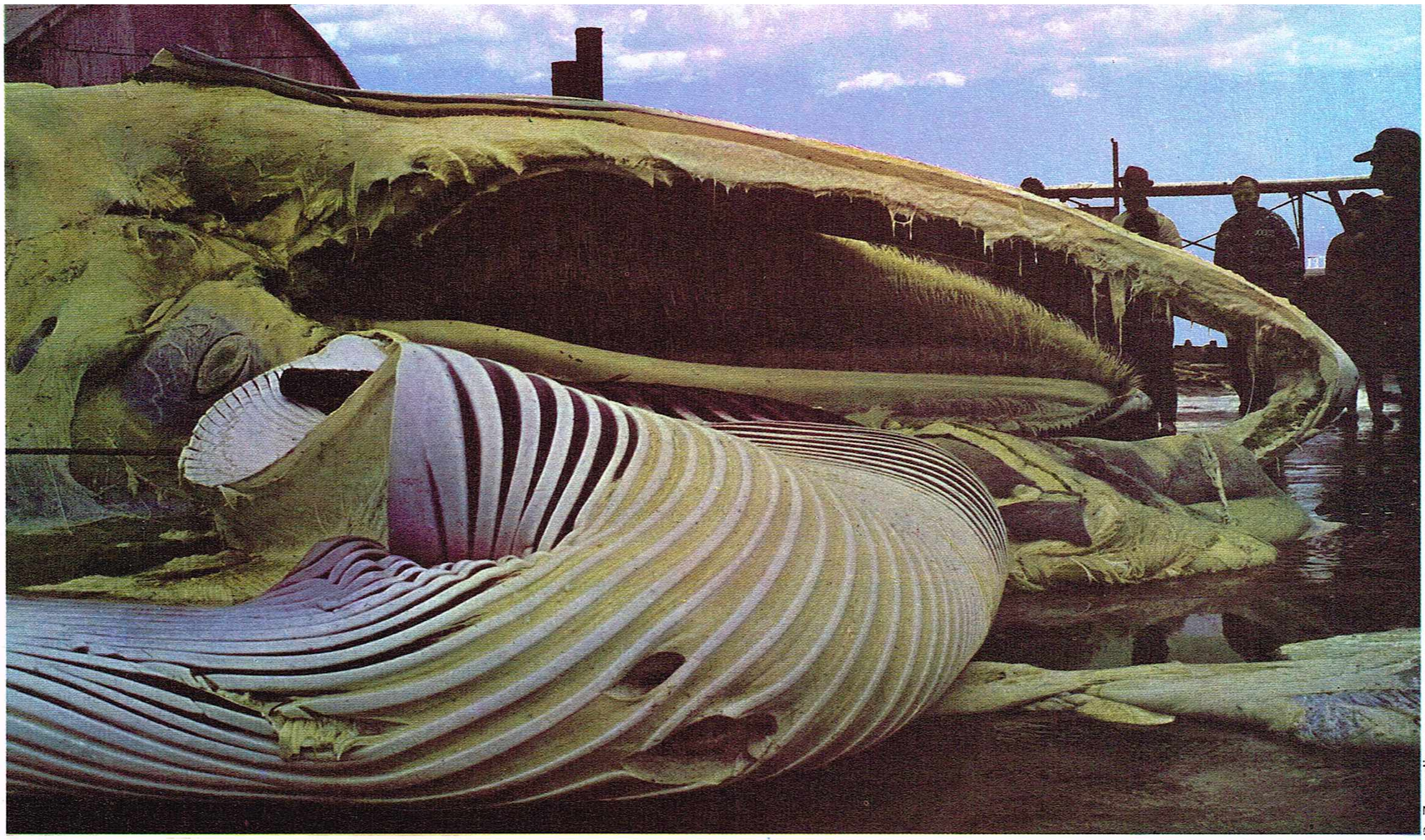
D'autres espèces plus proches de nous, comme l'ours brun des Pyrénées, sont à la limite de la survie; le bouquetin aurait probablement été éliminé de la faune alpine sans la providentielle existence de la réserve de chasse du roi Victor-Emmanuel. Faut-il rappeler que le village de Bièvres et la rivière du même nom, qui se jette dans la Seine par une conduite souterraine dans Paris, doivent leur nom à la présence encore assez récente des castors, ou bièvres?

Parmi les Oiseaux aussi, de grandes espèces ont été anéanties, comme le coq de prairie américain ou le pigeon migrateur (« passenger pigeon », *Ectopistes migratorius*). Le dernier individu de cette espèce est mort en 1914 au Jardin zoologique de Cincinnati, alors qu'on observait autrefois dans le ciel des vols de plusieurs kilomètres de long. Près de 15 millions furent tués et vendus en 1861 en une seule année. Sont à ajouter à la liste des victimes : le moa de Nouvelle-Zélande, une autruche de près de 3,50 m de haut, les *Aepiornis* de Madagascar dont les œufs avaient une contenance de 8 litres, le pigeon dodo de l'île Maurice, espèce qui ne volait pas et s'est éteinte en 1693.

Parlant de l'arrivée des Européens en Afrique du Sud, R. Heim (1952) écrit : « Elle a coûté à la nature, irrémédiablement et dans un temps record, la perte de l'hippotrague bleu, ou bloubok, du quagga, sorte de cheval sauvage dont le dernier fut fusillé en 1858, du lion du Cap et du zèbre de Burchell. » A propos des Mammifères marins, eux aussi durement atteints (baleines, phoques, lamantins), le même auteur évoque le cas d'une sirène (la rhytine de Steller, ou *Hydrodamalis*) : « Découverte en 1741 dans le détroit de Behring, elle était définitivement exclue de la faune de la planète 27 ans plus tard. L'homme va vite. »

Qu'en est-il de nos jours? On pourrait croire qu'un certain intérêt pour les problèmes de protection de la nature et les mesures qui en ont découlé ont porté définitivement remède à cette situation. En fait, il n'en est rien. Certes, les massacres massifs sont évités, mais il faut tenir compte du fait que la réduction d'un grand nombre de biotopes particuliers à des surfaces limitées, dans des localités bien précises, met beaucoup d'espèces en danger. La surexploitation lors de la chasse ou de la pêche n'est pas non plus toujours évitée. Il s'agit en effet de respecter des limites de prélèvements des espèces, qui permettent de maintenir un bon niveau de population : si l'on dépasse ces limites, cela revient à « manger le capital », qui, par la suite, ne pourra donc produire d'« intérêts ».

La pêche baleinière illustre bien ce point. L'effort de capture s'est d'abord porté sur le rorqual, dont la population était évaluée à 200 000 individus; bien que l'on sache que cette espèce a un taux faible de reproduction et une vie courte, les prélèvements ont atteint des valeurs exagérées; ainsi, près de 30 000 individus ont été pêchés au cours de la seule année 1930. L'espèce était très menacée, lorsqu'en 1964 une mesure internationale permit de la protéger. Le même scénario se déroule pour un autre



B. Zuccoli

▲ **La surexploitation,** ***lors de la pêche baleinière notamment, peut s'avérer un facteur important de destruction animale si l'on ne respecte pas des limites de prélèvement.***

grand Baléinoptère, le rorqual commun, dont les effectifs et les prises ont diminué rapidement à partir de 1965. Afin d'amortir les investissements réalisés dans la flotte baleinière, la pêche continue en se reportant sur d'autres espèces plus petites, dont les populations ont baissé de façon alarmante, puis sur le cachalot, pour lequel le nombre de prises (25 000 individus en 1970) apparaît aussi dramatiquement élevé. Outre l'huile, la production baleinière fournit de la viande, utilisée dans la fabrication des aliments pour chiens et chats. De même les kangourous australiens, capturés aussi pour leur peau, fournissent pour nos animaux familiers 4 000 tonnes de viande par an.

La chasse dite sportive peut aussi donner quelques inquiétudes. En France, le nombre de porteurs de permis pour 1973 était de 2 112 581. La superficie disponible par chasseur est donc de moins de 30 ha en moyenne, ce qui est de loin le chiffre le plus bas de tous les pays européens ; très souvent dans ce domaine, des préoccupations bassement électorales permettent des abus et le non-respect de règlements, qui ne protègent d'ailleurs même pas assez efficacement la faune sauvage. Les safaris africains s'exercent encore aux dépens d'espèces qui n'auront plus de refuge que dans les rares parcs : notamment les girafes, rhinocéros, éléphants, etc.

L'industrie de la fourrure est responsable d'un danger permanent d'élimination de beaucoup d'espèces de grands fauves : guépards, tigres, panthères, ocelots, etc., et de nombreuses autres espèces de Mammifères. Les trafics d'animaux sauvages pour la vente à des particuliers ou à des zoos privés à buts mercantiles sont aussi fortement nuisibles à la faune exotique.

Signalons, enfin, que quelques espèces de rapaces ont payé chez nous un très lourd tribut à leur réputation de nuisibles. Celle-ci est tout à fait fausse en l'occurrence, car il s'agit d'actifs destructeurs de rats et de mulots.

Les aspects affectifs ou spectaculaires de ces problèmes ne doivent cependant pas donner l'impression d'une inéluctable élimination de la faune devant la marche du « progrès ». Nous verrons plus loin que des motivations profondes et tangibles existent en faveur de la protection du milieu naturel ; les connaissances scientifiques sont dès à présent suffisantes pour mettre en œuvre des stratégies prudentes : il ne manque que la volonté politique de les réaliser.

Les pollutions et les nuisances

Les pollutions et les nuisances dues à l'action de l'homme sont souvent considérées, dans le fonctionnement technique de nos sociétés, comme de simples inconvénients ou accidents, auxquels il serait aisé de remédier par l'application de techniques curatives ; le seul obstacle invoqué à la mise en œuvre de leur élimination est l'impératif économique et financier. En réalité, une pollution ou une nuisance ne sont prises en compte que lorsqu'on a perçu leur influence plus ou moins directe sur l'homme, sur sa santé, sur ses ressources alimentaires (les autres êtres vivants), sur la qualité de son cadre de vie. Le problème doit donc d'abord être considéré essentiellement sous cet aspect biologique. Dans une optique écologique, les pollutions sont des atteintes aux écosystèmes, atteintes engendrant immédiatement des destructions importantes ou induisant une série de réactions en chaîne, créant de véritables « maladies » de l'écosystème. A une échelle plus étendue, celle de la biosphère, les pollutions apparaissent aussi comme des perturbations du fonctionnement des cycles biogéochimiques. Au niveau de l'espèce, plus spécialement dans le cas de l'homme, c'est un phénomène portant atteinte à la santé de l'individu et même des populations.

La pollution est liée au développement industriel amorcé à la fin du siècle dernier, mais qui s'est accru considérablement, surtout dans les pays dits « développés », durant les dix dernières années. La pollution peut être due à la dispersion dans le milieu, soit de produits de synthèse qui n'ont pas toujours d'équivalent dans les cycles naturels (pesticides, détergents non biodégradables, etc.), soit d'un excès de produits qui existent normalement mais en quantité telle que le recyclage s'accomplit régulièrement, soit des produits de combustion ou d'utilisation des combustibles fossiles et des minerais dont les éléments ne seraient, sans l'intervention de l'homme, incorporés dans les cycles biogéochimiques qu'à une échelle de temps géologique donc très lentement.

On peut classer les pollutions selon les milieux ou les organismes atteints ou selon les agents polluants dont on précise la nature. Généralement on considère les grands milieux et on envisage l'action des divers polluants qui y sont présents. Le terme de *nuisance* est équivalent de celui de *pollution,* mais il introduit plus fortement l'idée d'inconvénient, pour l'homme essentiellement ; pour le bruit, agent physique, on utilise de préférence ce terme, parfois aussi sur le plan visuel pour les « nuisances » esthétiques. Ramade (1974), dans son remarquable ouvrage, *Éléments d'écologie appliquée,* propose une brève classification montrant que les divers polluants peuvent agir sur plusieurs milieux et qu'aucune classification ne peut donc être parfaitement rigoureuse.

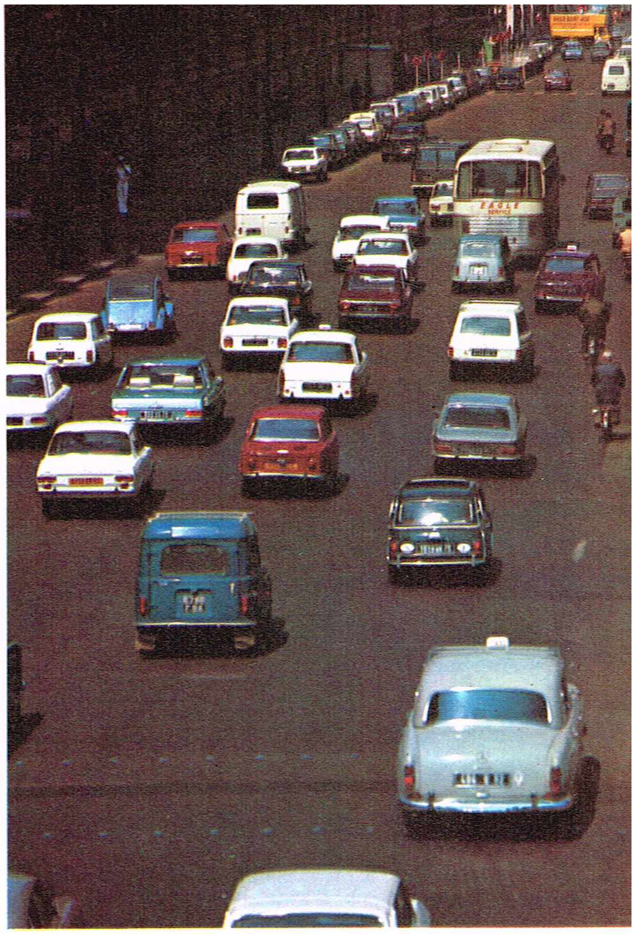
La pollution atmosphérique

Les causes de la pollution atmosphérique sont surtout les combustions d'origine industrielle ou domestique, la consommation d'hydrocarbures par les véhicules automobiles, la dispersion de poussières ou de gaz résidus

de l'industrie chimique. Il faut aussi signaler la pollution par les substances radioactives dans le cas des explosions nucléaires dans l'atmosphère et au sol, ou lors de l'utilisation des réactions nucléaires à des fins pacifiques.

La combustion du bois et d'autres matériaux divers (usines d'incinération d'ordures), mais surtout celles du charbon et du fuel pour l'usage domestique, pour les fabrications industrielles et pour l'automobile, accroissent la quantité de *gaz carbonique* présent dans l'atmosphère.





Pictor

▲ *La* **pollution atmosphérique** *menace les végétaux, les animaux mais aussi l'homme; ainsi l'air des grandes cités où se déversent* **gaz et fumées** *se transforme peu à peu en une atmosphère brumeuse (ici, à Milan) qui peut être préjudiciable à la santé de beaucoup.*

Sur le plan biologique, aux doses présentes dans l'atmosphère et même légèrement accrues, le gaz carbonique n'est pas un produit toxique. La végétation est capable de l'utiliser et d'en absorber une partie de l'excédent; par ailleurs les océans, réservoirs essentiels de gaz carbonique, ont aussi vis-à-vis de lui un pouvoir tampon non négligeable. Toutefois, un effet climatique de réchauffement de la planète ne serait pas impossible, bien que certains spécialistes pensent que cette tendance serait combattue par l'accroissement de la teneur en poussières de l'air, qui empêche une partie du rayonnement solaire d'atteindre le sol. Il y aurait là un effet de compensation entre deux formes de pollutions!

De l'*oxyde de carbone* est aussi produit lors des combustions. Selon Robinson et Robbins (1960), cette production supplémentaire pour l'ensemble de la biosphère serait de 257 millions de tonnes, dont presque 200 millions sont dus à l'automobile. Bien que cela puisse théoriquement conduire à une augmentation du taux d'oxyde de carbone de l'ordre de 5 % par an, il ne semble pas que l'accroissement réel soit très important, soit que les végétaux l'absorbent, soit qu'il y ait transformation en gaz carbonique. Il est très difficile d'évaluer l'impact de ce polluant, sauf dans le cas particulier des villes, où la teneur moyenne est de l'ordre de 20 ppm (parties par million) contre 0,1 à 0,2 de teneur normale. A certains carrefours, à des moments d'embouteillages, cette teneur peut passer à 100 et même à presque 300 ppm dans un tunnel autoroutier; des accidents sont alors possibles, comme des malaises chez des agents de police séjournant longtemps à de tels endroits.

Parmi les pollutions gazeuses carbonées, celle due aux gaz brûlés et imbrûlés issus de la combustion des hydrocarbures par les moteurs des automobiles est probablement la plus grave. Les carbures imbrûlés représentent souvent plus de 10 % de ce qui est consommé; en outre, il faut citer divers produits provenant de combustion incomplète : les plus connus sont le *benzo-pyrène,* qui a un pouvoir cancérigène certain, et le PAN ou *péroxy-acyl nitrate*. Ce dernier résulte de la combinaison, par des réactions photochimiques, des carbures imbrûlés et des oxydes d'azote, eux-mêmes produits par les moteurs à explosion. Le PAN est le constituant le plus nocif du *smog* (dit encore smog oxydant, ou smog photochimique), qui sévit dans certaines villes de climat assez chaud et dont la localisation entraîne à certains moments une inversion de température maintenant les gaz chauds dans les zones basses. C'est le cas à Los Angeles, où le PAN, gaz très irritant pour les yeux et toxique, atteint parfois des taux tels qu'il faut lancer de véritables alertes : on doit alors arrêter pendant quelques heures la circulation automobile et demander aux habitants, surtout aux sujets fragiles sur le plan pulmonaire ou cardiaque, de suspendre toute activité. Un cas limité de smog a été signalé en zone méditerranéenne, à Gênes, et, fait plus curieux, un autre dans le nord de l'Europe, dans une région pour laquelle il semblait *a priori* que les conditions climatiques de l'apparition d'un tel phénomène n'étaient pas remplies. Il semble qu'en réalité aucune grande ville à circulation automobile intense ne soit totalement à l'abri de tels risques.

Le *plomb* contenu dans les carburants, sous forme de plomb tétra-éthyle destiné à permettre des taux de compression plus élevés (voitures plus « nerveuses »), se retrouve aussi, dispersé dans l'atmosphère, sous forme de fines particules au sein des aérosols; les concentrations observées sont directement liées à l'intensité du trafic. Il existe aussi des dangers au niveau de l'ingestion de végétaux provenant de cultures exposées fortement aux dépôts de telles poussières (en bordure d'autoroutes par exemple).

Une autre forme importante de pollution de l'atmosphère est due au dégagement de *gaz sulfureux* (SO_2) à partir de la combustion de certaines qualités de charbons ou de fuels dont la teneur en soufre n'est pas négligeable. La pollution par le SO_2 est aussi bien provoquée par les industries que par le chauffage domestique : dans certains arrondissements de Paris, pour lutter contre la pollution, la réglementation impose l'usage de fuel à faible teneur en soufre pour le chauffage. Le SO_2, qui n'est pas un composant normal de l'atmosphère, sauf au voisinage des zones volcaniques, se combine à l'eau atmosphérique et revient au sol sous forme d'acide sulfurique; le pH des eaux de pluie peut alors baisser jusqu'à 4. Cette acidité est une des causes principales des dégâts de corrosion observés sur les édifices : les dépenses de ravalement et d'entretien des façades devant être répétées plus souvent, le coût de cette pollution n'est pas négligeable. En outre, le gaz sulfureux a un effet très défavorable sur les affections respiratoires : le taux très élevé des bronchites chroniques observé dans les zones urbaines et industrielles est certainement dû en grande partie à ce facteur. A Londres, durant l'hiver 1952, un smog acide, dû à une forte teneur en SO_2 et à une période de fort brouillard, a été considéré comme responsable de la mort de 4 000 personnes; plusieurs dizaines de milliers d'autres furent atteintes de troubles broncho-pulmonaires. Sans que les effets soient toujours aussi



T. Poggio



R. Favier - Explorer

frappants, il est certain que plusieurs affections et surtout la bronchite chronique, engendrée aussi par l'habitude de fumer, sont liées à la pollution ; d'ailleurs, les fumeurs ne font rien d'autre que d'inhaler une atmosphère polluée et de la créer également pour leur entourage.

D'autres formes de pollution atmosphérique, moins répandues, ont toutefois des effets localement très spectaculaires. C'est le cas de la pollution par les rejets fluorés des usines de fabrication d'aluminium, dans lesquelles on utilise la *fluorine*, ou *spath-fluor,* comme fondant avec la bauxite. Dans la vallée de la Maurienne, la pollution par le fluor a fortement endommagé la forêt de Conifères, et le bétail broutant les prairies contaminées a été atteint de troubles au niveau des os, nécessitant parfois l'abattage ; en 1970, Bossavy estimait que dans cette région plus de 3 000 hectares de forêts étaient condamnés et qu'une telle déforestation dans une zone de montagne pouvait aussi avoir de graves conséquences sur le ruissellement des eaux et accroître les risques de glissements de terrain.

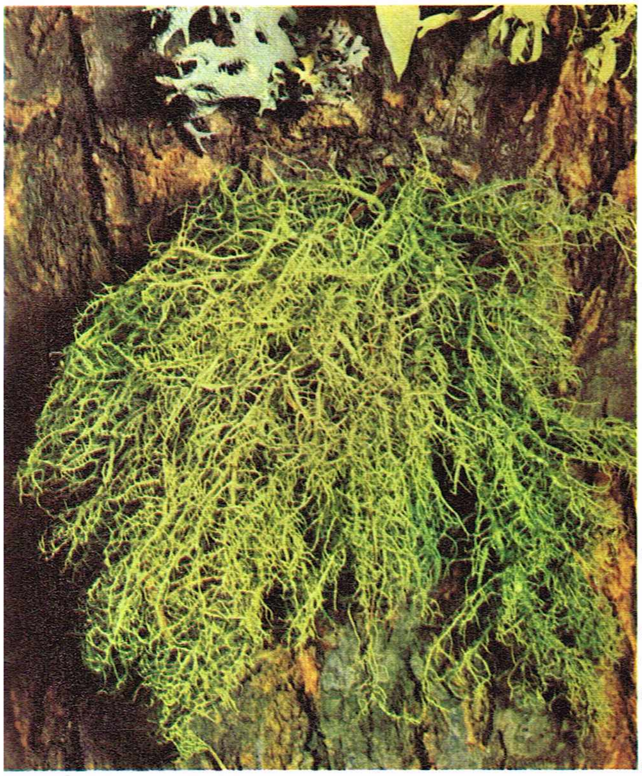
Les végétaux sont plus ou moins sensibles aux divers polluants, selon les groupes et selon les espèces. On connaît bien les atteintes dues à la pollution fluorée : les espèces les plus sensibles sont le pin sylvestre, l'épicéa et les arbres fruitiers. En ce qui concerne le gaz sulfureux, le tabac et la luzerne y sont très sensibles ; le maïs, la tulipe, le cotonnier sont plus résistants. Les Lichens sont d'excellents indicateurs cumulatifs du niveau de pollution de l'air ; on a pu établir, en étudiant la flore lichennique épiphyte sur les troncs d'arbres, qu'il existait une zonation en auréole autour des centres urbains : en zone centrale, seules quelques rares espèces crustacées, comme *Lecanora conizoides,* persistent ; puis on observe des zones intermédiaires, et les grandes espèces foliacées ou buissonnantes, comme *Usnea* et *Ramalina fraxinea,* ne se rencontrent que là où l'air n'est plus pollué.

Quant à la pollution atmosphérique, la diffusion des masses gazeuses dans l'atmosphère pose des problèmes de transfert de polluants, même entre pays plus ou moins éloignés : des dommages peuvent être supportés par d'autres pays que ceux dont proviennent les polluants. Les dégâts liés à la pollution qui se manifestent au niveau de la santé des citadins, au niveau de la production des cultures, ou encore par les atteintes de vieillissement prématuré des constructions, devraient, malgré leur forme parfois insidieuse, être pris en compte au passif de certaines industries et de l'ensemble de l'activité économique : cela permettrait de juger plus exactement des bienfaits techniques, dont on masque trop facilement les inconvénients.

La pollution des eaux

Les cours d'eaux ont été considérés, dans les pays industriels, comme des sources gratuites d'eau de refroidissement, mais aussi, ce qui est plus grave, comme des sortes d'égouts à ciel ouvert : les rejets les plus divers y sont déversés, auxquels s'ajoutent d'ailleurs les eaux usées domestiques et les produits issus du lessivage des sols par le ruissellement des eaux de pluie. Les lacs ne sont pas exempts non plus de rejets, et les mers reçoivent, en plus de ce qui est drainé vers elles par les fleuves, les rejets des villes et des établissements installés sur les côtes.

▲ ***Au centre, lors de trafics automobiles intenses, la concentration de plomb, contenu dans les carburants et qui se retrouve dispersé, peut atteindre un taux alarmant.***
A droite, une autre forme de pollution ; moins répandue, mais très spectaculaire, celle des rejets fluorés des usines de fabrication d'aluminium dans la vallée de la Maurienne.

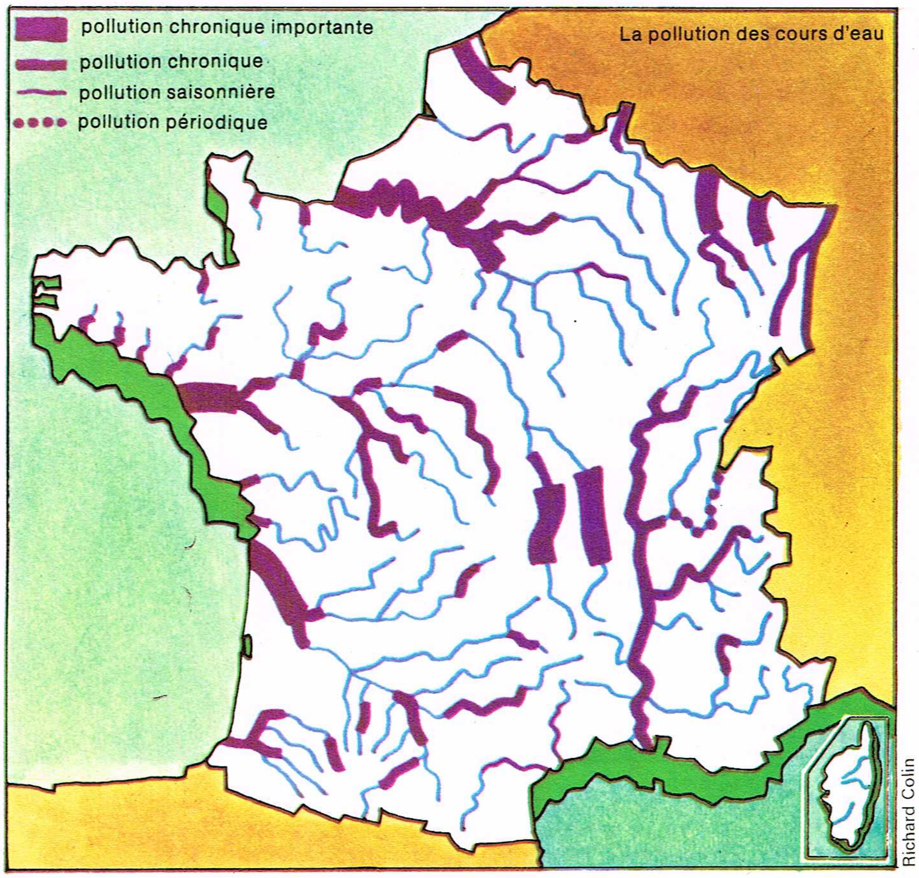


Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

◀ ***Les Lichens sont d'excellents indicateurs du niveau global de pollution atmosphérique. Ici, un Lichen buissonnant (Usnea), qui ne persiste que dans les zones forestières non polluées.***



Pictor



Richard Colin

▲ *A gauche, la pollution organique des eaux, et plus particulièrement celle qui est provoquée par les hydrocarbures difficilement décomposables, entraîne en plus des inconvénients décelables (souillures des plages, etc.) un effet biologique considérable en empêchant la vie du plancton. A droite, représentation cartographique des cours d'eau pollués en France* **(Revue de la D.A.T.A.R.** ***1970*****).**

La pollution organique des eaux

L'eau contient toujours des Bactéries capables d'assurer la décomposition d'une quantité donnée de matières organiques en suspension qui peuvent être issues des excréments, des débris végétaux, des résidus des papeteries, des laiteries et des sucreries; un dépôt s'effectue aussi dans les vases. Il n'y a pollution que si ces substances sont en quantité trop élevée pour que la capacité d'auto-épuration de l'eau puisse jouer. En fait, une certaine quantité d'oxygène est nécessaire aux micro-organismes pour qu'ils puissent exercer leur activité de décomposition; la charge de polluants organiques se mesure d'ailleurs par la DBO, ou demande biologique d'oxygène, qui traduit ce besoin d'oxygène. En plus de cela, ce type de rejet de matières organiques s'accompagne d'une prolifération bactérienne, y compris celle de germes pouvant provoquer des maladies graves (choléra, typhoïde, dysenteries, etc.). De tels germes peuvent être transmis directement à des baigneurs ou lors de la consommation de coquillages.

Les quantités de matières rejetées sont considérables. Des villes importantes comme Marseille sont dépourvues de stations d'épuration et leurs eaux d'égouts sont directement rejetées à la mer! L'industrie du papier et les industries alimentaires sont aussi extrêmement polluantes. On estime qu'une usine de papier de taille moyenne pollue autant qu'une ville de 500 000 habitants.

A ces facteurs de pollutions organique et biologique peuvent s'ajouter des facteurs purement physiques de l'eau, comme son réchauffement lors du rejet d'eau chaude à partir des circuits de refroidissement des centrales nucléaires. La pollution thermique qui s'ajoute alors fait décroître le taux d'oxygène de l'eau et augmente donc la pollution d'ensemble.

Parmi les pollutions organiques particulières, citons celles provenant des rejets d'hydrocarbures, de détergents et de pesticides. Les hydrocarbures, bien que ce soient des composés organiques, sont très difficilement décomposés dans les eaux car ils sont formés de longues chaînes de molécules. Des quantités considérables sont pourtant déversées en mer par des pétroliers qui rejettent les résidus de nettoyage de leurs soutes, ou lors d'accidents survenant à des bateaux *(Torrey Canyon)*, ou encore à des puits installés en mer (accident de Santa Barbara en Californie). Les rejets des petits bateaux (la vidange de moteur par exemple) seraient aussi à prendre en compte. En plus des inconvénients facilement décelables, comme la souillure des plages, l'engluement des Oiseaux, le goût de « mazout » des coquillages et Poissons, les effets biologiques sont considérables, car une nappe de pétrole crée un écran empêchant les transferts gazeux entre l'eau et l'air et donc la vie du plancton, source primaire de la productivité marine.

La législation concernant ces rejets en mer semble bien trop souple; de plus, elle est constamment bafouée. On estime qu'en 1970, pour la seule Méditerranée, 300 000 tonnes d'hydrocarbures ont été légalement rejetées dans les zones autorisées; il faudrait y ajouter les opérations illicites auprès des côtes. La construction d'énormes bateaux transporteurs et la plus grande fréquence des puits de pétrole en mer (technique dite *off-shore*) aggravent encore les risques en ce domaine.

Les produits détergents et les pesticides sont des substances organiques de synthèse parfois complexes et non biodégradables; cela veut dire qu'elles ne sont pas détruites par les micro-organismes et sont donc susceptibles de se concentrer le long des chaînes alimentaires, ce qui peut comporter des risques sérieux pour les espèces en bout de chaîne. Pour les détergents, on a créé depuis quelques années des produits biodégradables; en France, la loi impose que les lessives soient biodégradables à 80 %; cependant, les 20 % non biodégradables restent un danger pour l'environnement, surtout si l'on considère que la consommation de tels produits ne fait qu'augmenter. Notons au passage que nos voisins de Grande-Bretagne ne fabriquent pour eux-mêmes que des détergents biodégradables. Quant aux pesticides, des quantités impressionnantes en ont été retrouvées dans la graisse de certains Oiseaux marins.

Les pollutions minérales des eaux

Parmi les polluants minéraux des eaux on peut distinguer deux catégories : d'une part, les métaux lourds, et d'autre part, les phosphates et les nitrates.

Parmi les métaux lourds, le *plomb*, largement répandu dans l'atmosphère par les gaz d'échappement des véhicules automobiles, est ensuite nécessairement entraîné dans les eaux; le risque de concentrations, fortement toxiques, dans les chaînes alimentaires n'est pas exclu.

Divers métaux rejetés dans les effluents des industries sous forme de sels comme le *cuivre*, le *chrome*, le *cadmium*, le *zinc* peuvent aussi polluer les eaux et présenter le même risque. L'attention sur les pollutions de ce type a été brusquement marquée par le cas de la baie de Minamata au Japon en 1956 : une quarantaine de morts, plusieurs centaines de personnes intoxiquées dont des enfants rendus anormaux par les lésions du système nerveux, tel en est le triste bilan. L'intoxication était due à des rejets de *sels de mercure*, qui étaient utilisés par une usine voisine comme catalyseurs : une concentration s'était produite dans les Algues et le plancton, puis dans les animaux marins et les Poissons dont cette population se nourrissait. C'est là une tragique illustration des risques de la concentration des produits, jusqu'à des doses hautement toxiques, le long des chaînes trophiques. Ce qui est apparu comme un « accident » peut, un jour, se reproduire ailleurs si les précautions nécessaires ne sont pas prises.

Si les *nitrates* et les *phosphates* sont surtout issus des engrais, les phosphates existent aussi dans les effluents domestiques car ils sont employés comme anticalcaires. Il est d'ailleurs étonnant de voir que dans des régions de France (Massif central, Bretagne, Vosges, Landes) où l'eau n'est pas dure, la publicité réussit à faire vendre ces lessives anticalcaires, qui y sont parfaitement inutiles ! Ces sels, nitrates et phosphates, sont les principaux responsables de l'eutrophisation des eaux. Le lac Érié, aux États-Unis, a été victime de ce phénomène : les eaux se sont chargées de dépôts noirâtres et les esturgeons, qui constituaient une production intéressante, ont pratiquement disparu. En France, le lac d'Annecy était sur une voie semblable : la construction d'un égout périphérique et d'une station d'épuration a permis d'éliminer la pollution.

La pollution des sols : engrais et pesticides

Les pratiques de l'agriculture moderne introduisent un certain nombre de déséquilibres dans les sols, en perturbant les mécanismes de formation et d'évolution normale de l'humus d'une part, en introduisant des produits chimiques divers dont quelques-uns apparaissent comme de véritables polluants d'autre part. L'exportation de sels minéraux et de matières organiques que représente la récolte appauvrit le sol, car actuellement les déchets (détritus végétaux, fumier, etc.) ne reviennent pas toujours en quantité suffisante aux champs. L'absence de matière organique, donc d'humus, abaisse la fertilité d'ensemble ; en effet, elle nuit au bon développement de la flore bactérienne et aux propriétés physiques du sol, provoquant ainsi une dégradation à long terme. Pourtant, très généralement, on ne s'en soucie guère, malgré des mises en garde comme celle de Keilling (1974), qui préconise un développement de l'agriculture fermentaire.

Au contraire, en ce qui concerne le départ des éléments minéraux, l'agriculteur s'efforce de le compenser par l'apport d'engrais, essentiellement des nitrates, des phosphates et des sels de potassium. L'utilisation des engrais se fait maintenant de façon massive et à un rythme sans cesse accru : entre 1945 et 1970, la consommation mondiale a été multipliée par plus de six. Les engrais employés sont issus de synthèses chimiques ou proviennent de gisements sédimentaires dont l'origine ancienne est parfois biologique (phosphates par exemple). Malgré cela, les tenants de l' « agriculture biologique » les rejettent en bloc comme engrais « chimiques » (!) ; ce qu'ils préconisent, en réalité, c'est l'emploi exclusif d'engrais organiques. Si l'utilité d'un bon humus n'est pas contestable, il est certain aussi que l'usage des fertilisants minéraux permet l'accroissement des rendements agricoles, de façon parfois spectaculaire.

Cependant, diverses erreurs et certains inconvénients doivent être mis en lumière.

En premier lieu, la répartition des engrais selon les terres et les régions est très inégale : ils font défaut en certains points et sont en excès en d'autres. Dans le dernier cas, les surdosages entraînent un gaspillage, et le surcroît est lessivé par les eaux de pluies qui risquent de polluer la nappe phréatique ; c'est aussi une des causes du phénomène d'eutrophisation observé dans certains lacs. Il faut savoir en outre que l'augmentation de rendement des cultures ne reste pas aussi forte pour un même apport supplémentaire d'engrais au fur et à mesure que la quantité totale elle-même s'accroît *(loi des rendements décroissants)*. De plus, en vertu de l'application de la *loi des facteurs limitants*, il convient d'appliquer une fertilisation bien équilibrée dans ses divers constituants, car c'est celui qui est le plus faiblement représenté qui commande la production de la culture. On a aussi signalé que les métaux lourds présents à l'état d'impuretés dans les engrais pouvaient avoir un effet toxique sur les plantes et les animaux qui les consomment.


Marka

▲ ***L'utilisation des engrais se fait maintenant de façon massive et à un rythme sans cesse accru, souvent sans souci du gaspillage et des risques réels de pollution des sols mais aussi des eaux.***

Par ailleurs, la qualité des produits agricoles obtenus est susceptible d'être influencée par les engrais : à titre d'exemple, rappelons que des nitrates appliqués en excès à des carottes pouvaient, après la récolte, se transformer en nitrites préjudiciables à la santé (c'est le cas notamment pour les aliments en petits pots pour les nourrissons). À l'échelle de la biosphère, l'action de l'homme parvient à influencer fortement le cycle de certains éléments, comme l'azote ou le phosphore. D'après les données de Delwiche (1970), la production d'engrais par l'homme (30 millions de tonnes par an) intervient pour 1/3 dans la quantité d'azote entrant dans le cycle (92 millions de tonnes par an) ; en outre, l'équilibre entre les apports d'azote (92 millions de t/an) et les pertes d'azote (83 millions de t/an) a été rompu, ce qui signifie qu'il y a excès de nitrates dans les sols et surtout dans les eaux. De même, pour le phosphore, la quantité d'engrais formés par les roches et minerais phosphatés extraite en un an constitue presque les 3/4 de ce qui est entraîné chaque année des terres vers les eaux. L'eutrophisation des eaux due à cet excès d'engrais se manifeste essentiellement dans les eaux continentales (lacs) ; mais le phénomène pourrait atteindre le milieu marin, notamment les mers fermées de surface assez restreinte.

Parmi les techniques modernes de l'agriculture, figure aussi l'emploi des pesticides (principalement les insecticides, les herbicides et les fongicides). Dans ce domaine aussi, ce n'est pas un usage conscient, modéré, réalisé avec toutes les précautions souhaitables qui est condamnable, mais plutôt des abus dans la quantité de produits utilisés ainsi qu'une certaine imprévoyance quant aux effets secondaires sur la faune et même sur la santé humaine. Les insecticides (qu'il s'agisse des organochlorés comme le DDT, des esters phosphoriques comme le parathion ou des carbamates), de même que les herbicides, qui sont de compositions chimiques assez diverses, sont des corps issus de synthèses chimiques, et leurs molécules sont parfois difficilement dégradables par les micro-organismes du sol. On connaît parfois très mal les effets des produits secondaires qui apparaissent lors de leur décomposition. De plus, l'apparition de souches résistantes parmi les espèces d'Insectes que l'on cherche à détruire conduit à créer sans cesse rapidement de nouveaux insecticides, et la tentation est grande de les



▶ *Parmi les techniques modernes de l'agriculture figure aussi l'emploi des pesticides (insecticides, herbicides et fongicides), dont l'utilisation peut être envisagée, mais seulement de façon mesurée, rationnelle, localisée, et avec une parfaite connaissance des effets secondaires. Ici, technique d'épandage massif, peu soigneuse, présentant bien souvent de grands risques.*

Archivio Radaelli

commercialiser avant même que tous les effets, surtout à moyen et à long terme, soient connus.

Entre le rejet complet de toute utilisation de ces substances et un usage massif (dont les effets sont encore exagérés par les pratiques de surdosage de quelques agriculteurs), il y a place pour des techniques plus soigneuses. Il semble en effet difficile de contester que, grâce à ces produits, les rendements agricoles sont accrus et que, dans certaines zones du monde, les vecteurs de graves maladies ont pu être efficacement atteints. Pour prendre un exemple concret, si l'on souhaite limiter le nombre de moustiques, dans une zone de lagunes ou de lacs, si l'on saupoudre simplement toute la région de DDT ou d'un autre insecticide, celui-ci atteindra alors indistinctement toute la faune y compris l'homme ; mais si l'on a pris la peine de faire des études écologiques préalables, montrant quels sont pour les différentes espèces de moustiques les lieux exacts de ponte et l'époque précise de celle-ci, on pourra se contenter d'actions limitées à des surfaces réduites et à des moments bien choisis : les effets secondaires sur les autres espèces seront alors considérablement réduits et, en outre, une très forte économie sera réalisée sur la quantité de produit utilisé. De même, en agriculture, la lutte biologique qui utilise les prédateurs des dévoreurs ou des parasites, ou encore la lutte intégrée, combinant l'utilisation des procédés de la lutte biologique avec celle des insecticides de façon mesurée, peuvent être préconisées.

Radio-activité et écologie ; les pollutions radio-actives

Depuis quelques années, une branche de l'écologie a été désignée sous le nom de *radio-écologie :* c'est une discipline qui envisage tout spécialement « les relations entre les êtres vivants et le milieu en présence de radio-activité » (Bovard, 1974). De façon générale, il s'agit de suivre les processus d'absorption, puis de transport et éventuellement de concentration des radio-isotopes à l'intérieur des organismes, ainsi que, à une autre échelle d'appréhension, parmi les maillons des chaînes trophiques et dans les biocénoses. Excepté dans le cas d'expériences bien localisées et parfaitement contrôlées, réalisées dans des buts scientifiques précis, la présence de radio-isotopes dans le milieu est due aux pollutions radio-actives liées aux explosions atomiques ou bien aux installations nucléaires (production de matériaux fissiles, centrales électriques, usines de traitements de déchets). Il convient d'ajouter, pour l'homme, l'influence des rayons utilisés lors des examens radiologiques et même celle des radiations produites par les écrans de télévision (Cook, 1971).

Les études qui ont été faites dans ce domaine sont orientées vers la mise en évidence de telles atteintes sur le milieu d'une part, de leurs effets sur les organismes vivants, notamment sur l'homme, d'autre part. Les résultats fournissent des bases pour établir des normes de protection radiologique, par exemple, les concentrations maximales admissibles dans l'eau ou dans l'air ou les temps d'exposition tolérables pour diverses espèces.

L'action sur les organismes et sur le milieu est très différente selon la nature des corps radio-actifs, ou *radionucléides*. Chaque radionucléide est caractérisé par le type de rayonnement qu'il produit (α, β et γ) et par sa période (temps au bout duquel la moitié de sa masse se sera désintégrée), qui est un des éléments essentiels de sa persistance plus ou moins longue dans le milieu. Au niveau des organismes, l'action du radio-élément dépend de la vitesse à laquelle il est absorbé et éliminé, ainsi que des lieux ou organes de stockage préférentiels (par exemple, la thyroïde pour l'iode, le rein pour l'uranium, les os pour le radium et le strontium). En outre, les effets sont différents selon qu'il y a simplement exposition à une source radio-active ou ingestion du corps radio-actif lui-même, sous forme de poussières, d'eau ou d'aliments pollués. Dans les biocénoses, les effets nocifs sont accrus le long des chaînes alimentaires par le phénomène de concentration, bien connu aussi pour les métaux lourds.

Dans les conditions naturelles, les organismes sont soumis à une certaine irradiation provenant de la croûte terrestre ou due à l'action du rayonnement solaire : bien que cette irradiation soit inégalement répartie sur le globe, elle reste généralement très faible. Mais, comme le fait remarquer F. Ramade (1974) : « Les radiations ionisantes représentent dans la biosphère un risque potentiel de lésions pathologiques (somatiques) ou germinales (génétiques), dont l'importance a considérablement augmenté au cours des dernières décennies à la suite de la découverte et du développement de l'énergie nucléaire à des fins militaires et pacifiques. » En effet, les risques sont essentiellement de deux sortes : tout d'abord, même si l'on écarte les fortes doses de radio-activité capables d'entraîner plus ou moins rapidement la mort, l'individu peut être atteint insidieusement dans sa santé (cancers des os, leucémies...) ; ensuite, au niveau des populations, la probabilité d'apparition de mutations s'accroît (anomalies de la descendance). En réalité, dans ce domaine, l'évaluation précise des dangers est difficile ; c'est sur cela que jouent aussi bien ceux qui, poursuivant avant tout des buts économiques par exemple, cherchent à minimiser les risques, que ceux qui pensent qu'il faut avant tout alerter l'opinion. Mais peut-on reprocher à ces derniers, qui sont des propagandistes désintéressés, un excès de prudence ?

Compte tenu de leurs caractéristiques et de leurs rapports avec les êtres vivants, tous les éléments radio-actifs ne présentent pas le même degré de nocivité. Les plus dangereux présentent les deux propriétés suivantes :

— une période moyenne, de l'ordre de quelques semaines à quelques années, ce qui correspond à la durée de vie de diverses espèces animales ou végétales ; de telles durées de la période facilitent donc une accumulation, et les corps radio-actifs ont alors un effet portant sur cette même durée ;

— une incorporation facile à la matière vivante parce que leur isotope non radio-actif est un des constituants fondamentaux de la matière vivante (carbone, phosphore, calcium, etc.) ou parce qu'ils ont des propriétés chimiques analogues à ces éléments (par exemple, le strontium et le césium, qui peuvent se fixer dans les os à la place du calcium et du potassium) ;

Interviennent aussi l'intensité du rayonnement, et les temps d'exposition des organismes.

Pour apprécier le rayonnement, on dispose de diverses unités de mesure. Certaines reposent sur des bases uniquement physiques, comme le *curie* (quantité de radiations émises pendant une seconde par 1 gramme de radium, ce qui correspond à la désintégration de $3{,}7 \cdot 10^{10}$ atomes). Le *rad* et le *rem* tiennent compte, en plus, des

▶ *Page ci-contre, l'explosion atomique de Bikini. Naissance d'une nouvelle technique aux conséquences écologiques bien difficiles à prévoir : utilisation meurtrière liée à la folie destructrice de l'homme et entraînant la destruction partielle ou presque totale de la planète ? Effets sur l'environnement de l'usage pacifique de l'atome délibérément négligés ?*

données biologiques : le rad est la dose de rayonnement correspondant à l'absorption d'une énergie de 100 ergs par 1 gramme de tissu vivant ; le rem en dérive par l'application d'un *coefficient,* dit *d'efficacité biologique,* qui tient compte de la nature du rayonnement appliqué et non seulement de son énergie.

Les normes de radioprotection, établies par des organismes officiels mais contestées par certains, sont exprimées à l'aide de ces unités. Ainsi la dose maximale admissible (D.M.A.) a été fixée par la Commission internationale pour la protection radiologique d'abord à 5 rems, puis à 1,5 rem par an pour les travailleurs appelés à travailler auprès des sources de rayonnement, et à 10 fois moins pour les autres personnes. Dans le cas des explosions de bombes atomiques ou lors d'accidents conduisant à une irradiation totale, on a estimé les effets de différentes doses sur l'homme (Cook, 1971) :

— 100 000 rems : mort dans les minutes qui suivent ;
— 1 000 rems : mort dans les jours qui suivent ;
— 200 rems : 10 % de mortalité dans les mois qui suivent ;
— 100 rems : pas de mortalité mais augmentation des cas de cancer et de stérilité définitive chez la femme.

Les évaluations des effets de la pollution radio-active sont bien plus difficiles dans le cas d'une sorte de pollution chronique, telle qu'elle résultait des essais de bombes atomiques dans l'atmosphère ou telle qu'elle découlera d'un usage intensif de l'énergie nucléaire pacifique. C'est un élément de l'important débat qui, au début de 1975, a commencé à s'instaurer lentement en France. Parmi les arguments relevés, on note le suivant : la radio-activité supplémentaire pouvant résulter de l'implantation des centrales nucléaires reste de l'ordre de celles des régions à forte radio-activité naturelle (pays à roches cristallines : Bretagne, Massif central, etc.), et elle est toujours très inférieure à celle qui résulte des examens radiologiques. Il y a un seul oubli dans ce raisonnement, c'est qu'en ce domaine les effets sont cumulatifs. En outre, la répartition des risques n'est pas égale : être près d'une centrale ou « sous le vent » de celle-ci accroît les risques. S'il est certain qu'en fonctionnement normal, la pollution radio-active peut être très réduite, qu'en est-il exactement quand on considère l'escalade possible des incidents, des accidents, de la catastrophe explosive même (bien que celle-ci soit extrêmement improbable). Il est vrai que la probabilité d'un accident décroît en général avec sa gravité. Mais, selon le degré de gravité, il y a des estimations à faire sur le retentissement possible au niveau de la santé de la population, d'autant plus que les incidents ne sont pas rares. Aux États-Unis, on estime que la production d'énergie a été, à cause précisément d'incidents, réduite de 40 % par rapport à la production maximale prévue ; dans ce même pays, pour la seule année de 1973, on a noté 861 « anomalies » de fonctionnement. On s'accorde généralement aussi à considérer que le risque de pollution est plus grand pour les nouveaux types de centrales à uranium enrichi, prévus actuellement (PWR et surtout BWR à « eau bouillante »), que pour le type à uranium naturel, graphite-gaz, qui correspond aux premières centrales mises en service en France. Et que dire des risques réels que représentent les surgénérateurs à plutonium ? Ce type de centrale est encore à l'étude, mais on fonde sur lui de grands espoirs pour utiliser le plutonium, qui, pour l'instant, apparaît comme un déchet des centrales à uranium enrichi. Un déchet qui a une très forte radio-activité et une période de vie de 24 000 ans !

Le problème des déchets est d'ailleurs primordial. Un spécialiste de la radioprotection au C.E.A., P. Bovard, écrivait en 1970 : « Pour se débarrasser des déchets radio-actifs, l'industrie nucléaire est désarmée, elle ne peut ni détruire, ni modifier les rayonnements. » Mais, plus loin, il ajoutait : « La dilution, en abaissant la teneur en radionucléides, rend les déchets inoffensifs et permet leur dispersion. » On ne peut qu'opposer entre elles ces deux affirmations et faire remarquer, d'une part, que les phénomènes de concentration dans les chaînes alimentaires vont à l'encontre des processus de dilution, d'autre part, que, si la dilution doit s'exercer à propos de quantités énormes de déchets radio-actifs, elle perd beaucoup de son caractère rassurant.

Sur ce point, plus que sur tout autre, sans céder à un catastrophisme *a priori*, il faut prendre en compte toutes les données et ne pas opposer sommairement les impéra-



Marka



Binois - Pitch

▲ *La centrale nucléaire de Saint-Laurent-des-Eaux. « Il faut surtout agir de telle sorte que les générations futures n'aient pas à maudire la nôtre. »*

tifs techniques et économiques d'un côté aux lois écologiques de l'autre ; il faut surtout agir de telle sorte que les générations futures n'aient pas à maudire la nôtre, comme les ayant sacrifiées trop allègrement à la recherche du profit, à la croissance à tout prix et à la vénération aveugle du « progrès ».

Utilisation des ressources naturelles

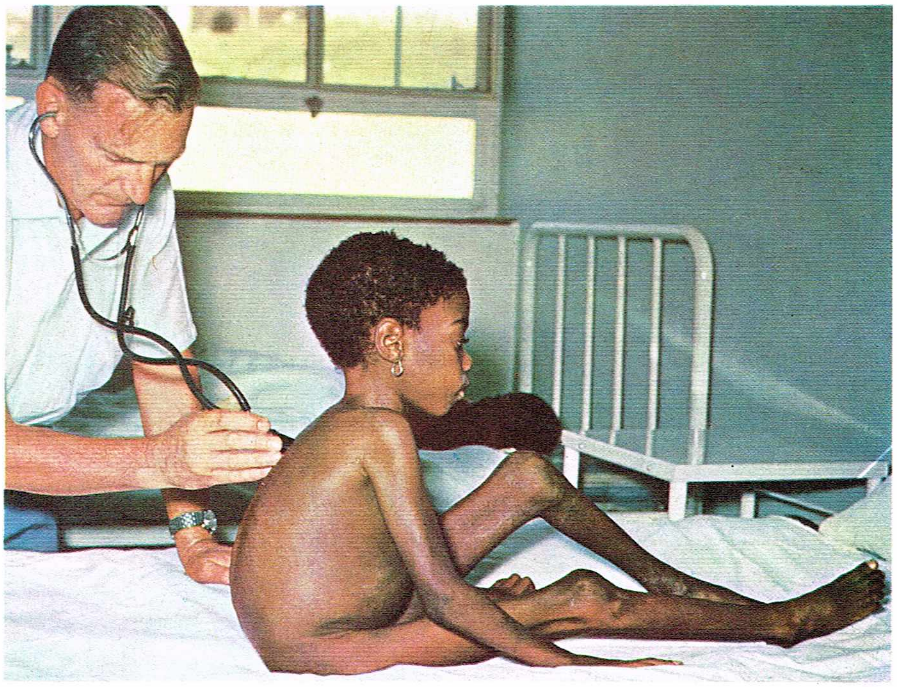
Besoins alimentaires

Les ressources naturelles les plus importantes sont celles qui sont susceptibles de satisfaire les *besoins alimentaires* des hommes. Quel peut être, pour reprendre l'expression de P. Duvigneaud, l' « espoir alimentaire » des hommes ? Peut-on répondre de façon optimiste à la question que pose le titre du livre publié en 1975 par J. Klatzmann : *Nourrir dix milliards d'hommes ?*

Actuellement, des techniques comme celles de la photographie aérienne sont d'un grand secours pour identifier, inventorier et localiser les ressources naturelles à l'échelle de la biosphère. Par ailleurs, les études écologiques fournissent de précieuses indications sur le potentiel de productivité des différentes communautés d'êtres vivants. Enfin, de nombreuses autres recherches en physiologie, en agronomie, en génétique, etc., ouvrent chaque jour des perspectives nouvelles. Il est cependant nécessaire de distinguer ce qui est réalisable à court terme, ce qui est possible à long terme, et ce qui risque de se révéler impossible à jamais.

Le problème de la faim dans le monde est, bien évidemment, lié au problème de la croissance démographique mondiale. Les inégalités de production d'aliments selon les régions s'ajoutent aux différences d'accroissement démographique ; ce sont bien souvent les pays les plus démunis, à la fois sur le plan énergétique et sur le plan agricole (ceux qu'on appelle depuis peu le Quart-Monde), qui ont la population la plus nombreuse. Les efforts accomplis pour accroître les productions alimentaires, comme ceux qui ont été réalisés lors des « révolutions vertes », y sont souvent annihilés par une croissance encore plus rapide de la population : c'est le cas en Inde par exemple. Cela montre bien que les possibilités techniques ne sont pas seules en cause et que les aspects humains, économiques et politiques au sens large sont aussi primordiaux.

▼ *Le problème de la faim dans le monde : aux inégalités de productions d'aliments selon les régions s'ajoutent les différences d'accroissement démographique.*



F.A.O. - P. Pitter

La description des atteintes au milieu naturel permet d'établir la liste des mesures destinées à conserver un potentiel de production existant. Dans cette liste, la lutte contre l'érosion, le lessivage et l'épuisement des sols apparaît comme prioritaire ; elle est fortement liée aux problèmes de l'eau, car elle passe par la lutte contre le ruissellement grâce aux reboisements, au maintien des structures en terrasses, des haies, aux techniques de labour selon les courbes de niveau et, de façon générale, à l'aide de la protection du sol par la végétation. On luttera contre l'épuisement des sols en leur fournissant le maximum de débris végétaux ou d'apports organiques (fumier, litière, etc.) et des engrais. La maîtrise de l'eau permettra aussi l'irrigation ; mais il faut rappeler que celle-ci nécessite quelques précautions, surtout en zone désertique chaude, où elle aboutit facilement à une salure exagérée des sols.

Respecter la vocation des sols est aussi un impératif majeur : il est criminel, comme on le fait pour les forêts tropicales, de défricher un terrain producteur de richesses, parfaitement exploitables avec mesure, pour en tirer un profit à court terme, qui ruine cet espace à tout jamais. De même, il est aberrant de construire des villes ou même de planter des forêts sur des terres riches permettant facilement des cultures vivrières. L'accent est souvent mis sur des mises en valeur ou des travaux spectaculaires qui, pourtant, ne donnent pas toujours les résultats espérés.

Par exemple, la construction du barrage d'Assouan, en Égypte, a été considérée comme une œuvre maîtresse, devant permettre l'irrigation de vastes régions et apporter la prospérité. Or, certaines conséquences écologiques n'avaient pas été correctement estimées et d'autres n'avaient pas été prévues du tout : ainsi, l'évaporation à partir de la grande surface d'eau libre formée a été supérieure aux prévisions ; l'apport d'éléments minéraux en aval par les eaux limoneuses du Nil en crue a été supprimé ; le barrage se comble lentement avec les sédiments, et les canaux d'irrigation favorisent l'extension d'une redoutable maladie : la bilharziose. Des effets à longue distance se sont même révélés : les eaux du Nil arrivent à la mer en ayant perdu la plupart de leurs éléments nutritifs favorables au développement du plancton ; en conséquence, les pêcheurs de sardines ont vu leurs prises décroître considérablement. Si l'ensemble du bilan n'est peut-être pas totalement négatif, on est quand même en droit de s'interroger sur les processus de décision qui permettent d'entreprendre de telles opérations, sans études suffisantes au préalable.

On pourrait aussi rappeler l'expérience malheureuse qui, en U.R.S.S. à partir de 1954, a consisté à cultiver des céréales sur des terres traditionnellement vouées au pâturage dans le Kazakhstan : quelques années sèches ont ramené la production céréalière à un taux très bas et de vastes territoires ont été menacés par l'érosion due au vent. On a pu y remédier en partie, mais il est certain que, là aussi, des essais préalables bien conduits auraient économisé beaucoup de peine et d'argent.

De tels exemples conduisent à s'interroger sur les possibilités réelles d'extension des terres cultivées, par exemple à partir des zones marginales ou des régions semi-arides. En réalité, les sols les plus fertiles sont déjà cultivés. Certains auteurs pensent cependant qu'à partir des sols tropicaux et des sols podzoliques (comme ceux du nord de l'Europe), il serait encore possible de mettre en culture 5 millions de km^2 si toutefois l'effort technique, y compris un important apport d'engrais, pouvait être réalisé. Par l'irrigation des zones arides, on pourrait atteindre au maximum 10 millions de km^2, ce qui aboutirait à un doublement des surfaces cultivées. Ces vues sont-elles trop optimistes ? Même si l'on y adhère, il importe de considérer que l'effort serait énorme, qu'il nécessiterait un apport d'énergie (à partir de ressources non renouvelables, de pétrole notamment), qui n'est peut-être pas disponible ; en outre, il serait peu raisonnable de détruire d'importantes surfaces de forêts, alors que celles-ci sont déjà très menacées.

D'autres perspectives s'offrent à nous au niveau d'une meilleure gestion de ce qui existe. Par exemple, dans les pays africains, les introductions de races bovines extérieures et de techniques d'élevage européennes ou américaines ont souvent déçu. Or, K. Watt (1974), à la suite de Talbot et d'autres auteurs, fait remarquer que les Ongulés de la savane (gazelles, antilopes, gnous, etc.) ont une meilleure productivité que le bétail domestique et que la qualité de leurs carcasses (rapport de viande maigre par rapport au poids total) est très supérieure. On a suggéré l'exploitation par des prélèvements soigneusement calculés de tels troupeaux sauvages : ce serait là une voie originale, très différente de l'approche habituelle, et qui reposerait sur une bonne connaissance de l'écosystème ainsi exploité.

L'utilisation d'espèces comme les trèfles et les luzernes, ou d'arbustes appartenant comme celles-ci à la famille des Légumineuses, présente un grand intérêt. En effet, les plantes de cette famille, grâce aux nodosités bactériennes de leurs racines, sont capables de fixer directement l'azote de l'air, réalisant elles-mêmes leur apport d'engrais azoté. Le choix des variétés à cultiver, la création de ces variétés, qui, pour le maïs, le blé et le riz, ont été la base des révolutions vertes, sont très importants ; il ne faut cependant pas abandonner le potentiel génétique que peuvent représenter des races locales, de régions semi-arides par exemple ; en effet, bien que de rendement moindre, elles sont, ce qui n'est pas à négliger, parfaitement adaptées depuis longtemps aux conditions climatiques. De plus, l'apport en engrais et en énergie mécanique pour mettre en œuvre de nouvelles cultures suppose un effort que des pays pauvres ne peuvent souvent accomplir ; à cela, il faut ajouter que la rentabilité réelle n'est pas toujours assez clairement établie : ainsi, on a calculé qu'une multiplication par vingt de l'apport d'énergie mécanique provoque une récolte seulement huit fois supérieure à la récolte initiale (Gilles, 1967). Dans le même ordre d'idée, une analyse écologique globale, telle que la propose Vieira Da Silva (1974), permet d'appréhender complètement, sur le modèle de l'étude des écosystèmes, le fonctionnement des sociétés rurales et d'établir des stratégies mieux adaptées et plus indépendantes des phénomènes du marché.

Les écologistes jouent encore un rôle important dans la mise en œuvre des procédés de lutte contre les parasites des cultures par exemple. En effet, la lutte biologique ou la *lutte intégrée* (qui est une combinaison de celle-ci avec la lutte chimique) nécessitent une connaissance approfondie des biocénoses auxquelles participent ces parasites et leurs ennemis. De beaux succès ont déjà été remportés dans ce domaine ; en dehors des cas, devenus très classiques, de la lutte contre l'*Opuntia* en Australie à l'aide de la chenille du *Cactoblastis* et de l'introduction de la coccinelle *Novius cardinalis* pour lutter contre une cochenille attaquant les oranges en Californie, beaucoup de travaux de ce type sont réalisés (Grison, Biliotti, Van Den Bosch).

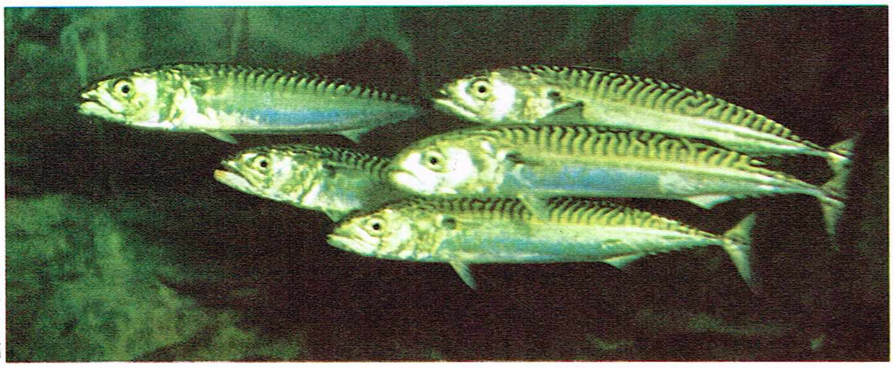
La grande étendue des mers ainsi que leur forte productivité primaire justifient l'opinion répandue qu'elles constituent un immense réservoir de ressources inexploitées. En fait, il convient de distinguer entre ce qui est réalisable dans l'état actuel et les vues lointaines et hypothétiques. L'exploitation des océans est limitée à des zones particulières, surtout les zones de remontées de courants et les plateaux continentaux, qui ne s'étendent guère qu'à quelques dizaines de kilomètres des côtes. De même, parmi les Poissons pêchés, quelques espèces dominent (hareng, anchois, morue, sardine, maquereau, sole, thon...) et de nombreuses autres sont presque négligées.

On fait remarquer que beaucoup des Poissons consommés sont des carnivores et que, d'un point de vue énergétique, l'homme se place donc en bout d'une chaîne très longue, où les pertes sont grandes. Et que dire, à cet égard, de l'aberrante opération qui consiste à nourrir des poulets avec de la farine de Poissons ?

▼ *Le barrage d'Assouan : une œuvre maîtresse dont certaines conditions écologiques n'ont pas été correctement estimées ou même prévues.*



Tortevoy - Pitch



D. P. Wilson

▲ *La grande étendue des mers constitue un immense réservoir de ressources inexploitées; de nombreuses espèces sont négligées au détriment de quelques autres, comme le maquereau, excessivement pêchées.*

Toutefois, ceux qui préconisent l'utilisation directe du plancton comme source de protéines doivent faire intervenir deux éléments supplémentaires : d'une part, le risque de non-acceptation par les populations d'un aliment qui leur est inhabituel, d'autre part, le coût élevé de la récolte dû à la dispersion du plancton dans l'eau. Il serait théoriquement possible d'accroître la production sur les plateaux continentaux par des apports d'engrais (phosphates, nitrates) : un essai, déjà ancien, en Écosse (1941), semble le confirmer. Mais, là encore, il convient d'apprécier la rentabilité réelle.

Dans les estuaires et le long des côtes plates, on développe la « culture » de diverses espèces, comme on l'a fait depuis longtemps pour certains coquillages (huîtres, moules). Cette technique s'étend à diverses espèces de Poissons. Elle s'applique aussi aux eaux saumâtres et aux eaux douces. Par ailleurs, de nombreux travaux portent sur un usage éventuel plus intensif des Algues marines (fucus, laminaires, Algues rouges) : dès maintenant, en Chine et au Japon, les quantités d'Algues consommées directement ou sous forme de gelées ne sont pas négligeables.

En conclusion, si des possibilités existent pour résoudre le problème de la faim dans le monde, elles sont malgré tout limitées. En outre, il ne suffit pas de bien gérer le patrimoine des ressources naturelles existant et de chercher à l'accroître par des recherches et des techniques appropriées : il faut que s'imposent des conceptions économiques nouvelles permettant de réduire les inégalités et une volonté politique constante à l'échelon national et international. Enfin, le succès de telles entreprises serait vite compromis si la croissance démographique mondiale se poursuivait au rythme actuel.

Ressources énergétiques et minérales

Mieux que tous les discours et tous les rapports (comme celui du M.I.T., le rapport Meadows, 1972), la récente crise du pétrole a permis de montrer que les principales ressources énergétiques nécessaires au développement industriel sont limitées; il en est de même pour les minerais de métaux courants ou d'uranium. En effet, toutes ces ressources, bien que recyclées au cours des temps géologiques, ne sont pas renouvelables à l'échelle de la durée de vie des civilisations humaines. Or l'homme brûle le pétrole et le charbon, et quant aux métaux, ceux-ci se retrouvent en quelque sorte fragmentés et dispersés après usage (décharges, oxydation, mise en solution saline, etc.). Dans le rapport du M.I.T., deux hypothèses sont formulées, selon que la consommation augmentera dans le sens actuel ou qu'une politique de croissance industrielle réduite se développera.

En plus des problèmes posés sur le plan de l'environnement et de la santé de l'homme, l'énergie nucléaire sera aussi limitée à plus ou moins long terme car l'uranium est une ressource non renouvelable. Seules des sources d'énergie comme les marées, le Soleil et la chaleur interne du globe sont inépuisables à notre échelle de temps, mais la difficulté réside dans leur exploitation.

L'écologie appliquée à la planification et à l'aménagement

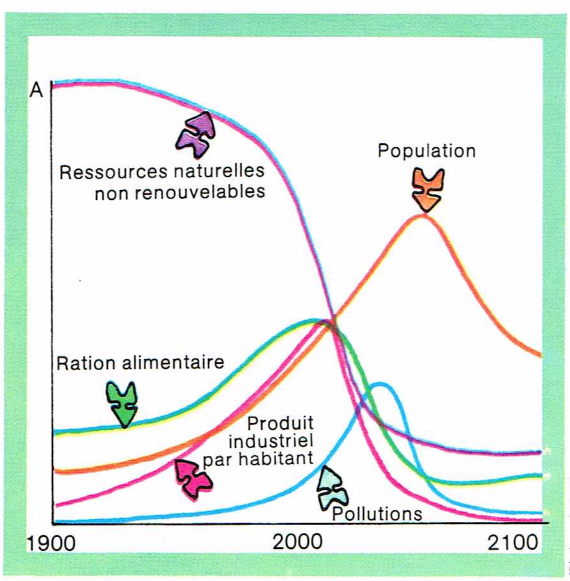
Si l'homme acquiert une conscience profonde de sa place dans la biosphère, il devra s'appuyer, sur le plan pratique, sur les résultats écologiques et les concepts fondamentaux de l'écologie pour mettre en œuvre une politique rationnelle de conservation et d'utilisation des ressources naturelles. Il trouvera ainsi les éléments devant nécessairement prendre place dans les processus de planification et d'aménagement. J. Dorst (1965) proposait un aménagement qui tienne tout d'abord compte des nécessaires mesures de protection de la nature ainsi que, à travers elle, des espèces qui la forment et du potentiel génétique qu'elles constituent. Le schéma qu'il propose est le suivant : « La surface du globe doit donc être formée de zones très diverses comprenant :

— des réserves naturelles intégrales où l'ensemble des communautés est conservé dans son état primitif;

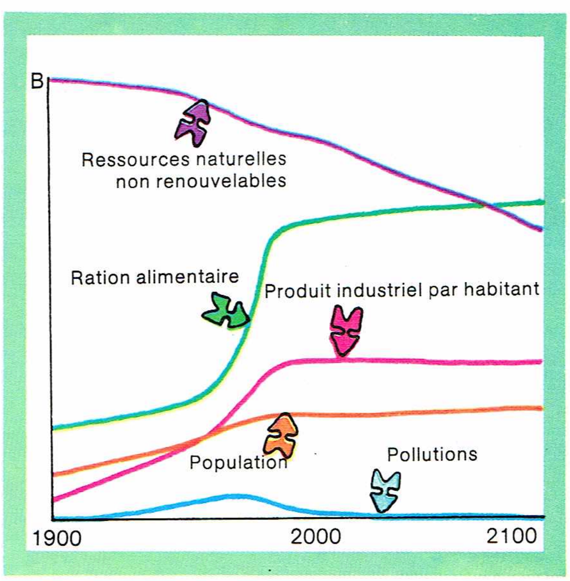
— à l'opposé, des zones entièrement transformées, vouées à l'urbanisation, à l'industrie et à l'agriculture;

— entre les deux, une large gamme de milieux plus ou moins transformés, mais ayant néanmoins conservé une partie de leur équilibre primitif. Ces habitats assurent à l'homme un rendement économique souvent important, tandis que la survie de beaucoup d'êtres vivants y est assurée. »

Les motivations pour la conservation de la nature se situent sur plusieurs plans. Établir des réserves, conserver des biotopes, cela peut se justifier d'un point de vue aussi bien éthique que scientifique, voire même esthétique. En 1952, R. Heim écrivait avec passion : « La destruction d'une relique vivante... est sur le plan philosophique et scientifique aussi grave peut-être que le meurtre d'un homme et aussi irréparable que la lacération d'un tableau de Raphaël. Elle tarit à tout jamais une partie de la Nature terrestre, c'est-à-dire un morceau du passé... Cette destruction supprime une preuve de la Nature, et peut-être une preuve particulièrement essentielle, qui

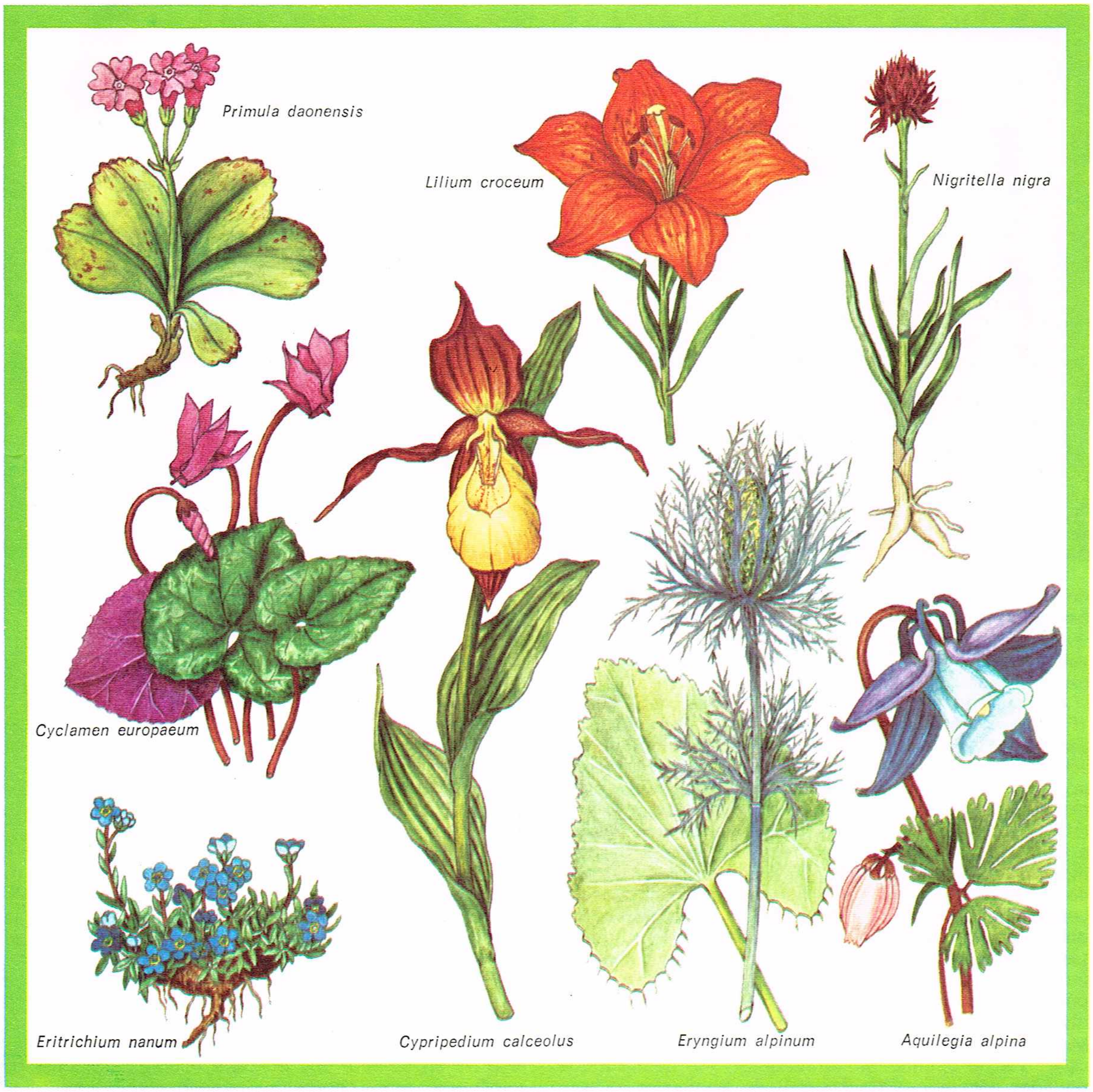


Richard Colin



Richard Colin

▶ ***Représentation graphique de l'avenir de l'humanité, révélé par les ordinateurs du M.I.T. (d'après Meadows et al., 1972, travaux du Club de Rome) : A, si la situation actuelle se poursuit; B, si une politique nouvelle de « halte à la croissance » est adoptée (Duvigneaud,** la Synthèse écologique, **Doin).***



I.G.D.A.

◀ ***Quelques-unes parmi les plus belles et les plus intéressantes plantes alpines, actuellement protégées.***

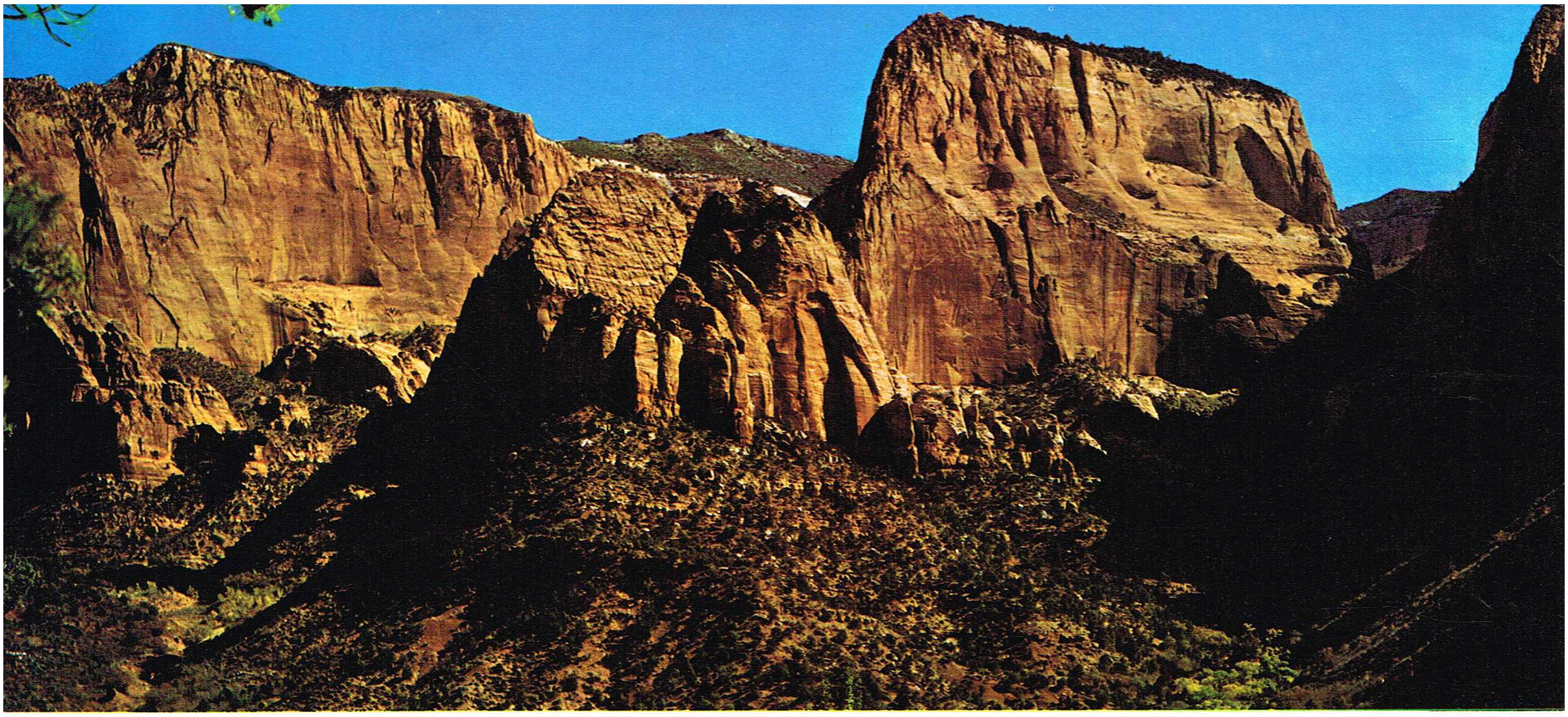
sait ? la preuve la plus cruciale d'une théorie générale ou importante. » On peut aussi mettre l'accent, comme cela est souvent fait maintenant, sur la conservation des patrimoines génétiques de la nature, sur le rôle psychique que celle-ci joue pour la détente et l'équilibre affectif de l'homme. Sur les plans pratique et même strictement économique, c'est le maintien des potentialités génétiques qui reste l'argument le plus fort : détruire aujourd'hui une espèce de plante, même insignifiante aux yeux des technocrates, c'est peut-être se priver demain d'une ressource alimentaire nouvelle ou d'un médicament précieux. De fait, grâce à l'action généreuse de quelques-uns, souvent mal compris au début, tournés en dérision, traités de passéistes, une politique de conservation a pu commencer à s'établir. Elle se concrétise surtout par la création de parcs nationaux et de réserves.

Les parcs et réserves correspondent à un besoin de conservation et de préservation de biotopes ou d'écosystèmes types, d'espèces menacées ; la recherche scientifique peut et doit s'exercer à leur sujet et sur leurs territoires, mais, quand cela est possible, l'accès au public est favorisé dans un but d'éducation sur le milieu naturel. Il peut aussi s'agir de préserver des sites, des paysages, ou des traces de l'action humaine particulièrement dignes d'intérêt.

Le premier parc fut créé aux États-Unis par une loi du 1er mars 1872 : c'est le « Yellowstone National Park ». A l'époque, il s'agissait de réserver cet espace essentiellement pour le plaisir du public. Par la suite, une série de conférences internationales s'appliquèrent, à partir de 1933, à définir et à préciser le but de tels parcs. En 1947, dans le cadre de la Conférence internationale pour la protection de la nature, la définition suivante a été adoptée : « Les parcs nationaux sont des réserves naturelles générales de grand attrait naturel, instituées dans un double but de protection de la nature, d'éducation ou d'agrément du public ; leur accès est ouvert à tous, dans les limites prescrites par les statuts et les règlements propres à chaque parc. » En France, certains territoires furent mis en réserve assez tôt. Ce fut le cas de la réserve en forêt de Fontainebleau dont le début de création remonte à 1853, ce qui en ferait la première réserve naturelle créée dans le monde ; cependant, il s'agissait plutôt à l'époque d'une mise en réserve à des fins esthétiques et artistiques effectuée sous l'impulsion des peintres de l'école de Barbizon. Ce fut également le cas de la réserve de Camargue créée en 1928. En fait, le premier parc national, celui de la Vanoise (53 000 ha), a été créé seulement en juillet 1963. Depuis, la liste s'est enrichie : Port-Cros (1963 ; 700 ha), Pyrénées occidentales (1967 ; 46 000 ha), Cévennes (1970 ; 84 200 ha), Écrins (1973), Mercantour (à l'étude).

Les parcs comprennent généralement une zone centrale, à protection plus poussée (réserve scientifique intégrale réservée aux chercheurs en quelques points ; interdiction de la chasse et de la cueillette), et une zone dite périphérique, ou préparc, zone d'accueil où des structures pour le tourisme peuvent se développer sous certaines conditions.

Les parcs naturels régionaux (16 créés ou à créer, dont ceux de la Camargue, du Vercors, du Morvan, de la forêt d'Orient, du Haut-Languedoc, d'Armorique, de Lorraine,



J. Muench

▲ *Les parcs et les réserves correspondent à un besoin de conservation et de préservation des biotopes ou d'écosystèmes d'espèces menacées. Ici, une vue partielle du « Zion National Park » dans l'Utah (U.S.A.).*

▼ *Les plans d'aménagement doivent prendre en compte les données du milieu naturel au même titre que les impératifs sociaux ou économiques. Ici, dans la vallée de la Tamise, un exemple de réutilisation d'un ancien site d'exploitation de sables et de graviers.*

de Corse, de Luberon...) ont une vocation de protection beaucoup moins affirmée ; comme il s'agit cependant de régions à paysages d'un grand intérêt, c'est surtout vers le maintien d'une vie locale et le développement du tourisme qu'y est tournée l'action.

Au contraire, les réserves, dont certaines sont célèbres (Fontainebleau, Camargue, Sept-Iles, Néouvielle, cap Sizum), sont à vocation de protection très stricte, à but scientifique dominant et d'accès très limité, sinon interdit, pour le public. Leur liste serait longue ; certaines sont très petites (quelques hectares seulement). Pour la première fois en France, en mars 1974, une réserve maritime a été créée à Banyuls (Pyrénées orientales). Dans le monde, on recense près de 500 parcs nationaux et plus de 1 000 réserves (dites *réserves analogues*). Il convient cependant de remarquer que la mise en place de réserves ou de parcs ne constitue pas une panacée pour une protection efficace de la nature. Il faut en effet les considérer un peu à l'image de musées vivants ; pas plus qu'une ville polluée et invivable ne serait sauvée par l'existence de quelques beaux musées, un pays ne saurait sauvegarder son environnement par ses seules réserves. Le souci de conserver un patrimoine naturel aussi bien pour soi que pour les générations futures doit se manifester en tout lieu et à tout instant, et s'appliquer à l'ensemble du territoire.

Depuis quelques années, à la suite de la parution du livre de Ian Mac Harg, *Design with Nature* (1969), un nouveau terme est apparu, celui de *planification écologique*. Cet auteur a montré comment, dans des plans d'aménagement régionaux, il était possible de prendre en compte les données du milieu naturel au même titre que les impératifs sociaux ou économiques. Concrètement, cela se traduit initialement par l'établissement de cartes sur divers thèmes (aptitudes à la construction, à la conservation du milieu naturel, aux loisirs...), dont la superposition met aussitôt en évidence les antagonismes et les contraintes. La méthode a été perfectionnée et testée sur plusieurs cas, y compris en France pour un plan d'aménagement de la zone de Toulon-Ouest (Falque, Tarlet, 1972). Par d'autres voies similaires, ou par une analyse encore plus globale (Vieira Da Silva, 1974), se forme ainsi peu à peu une « écologie d'aménagement », selon l'expression de R. Bechmann et J.-C. Fischer (1973), qui font, à juste titre, remarquer que dans toutes les opérations de planification et d'aménagement la présence d'écologistes devrait compenser « la méconnaissance des phénomènes écologiques — bien excusable il est vrai — dont font preuve la plupart des techniciens de l'aménagement et de l'équipement ». Bien des erreurs seraient ainsi évitées, et des économies réalisées. En effet, la prise en compte des données écologiques n'est pas forcément une contrainte supplémentaire coûteuse, comme on a tendance à la croire. Toutefois, elle impose généralement de faire preuve d'une certaine prudence et d'éviter une précipitation abusive, en un mot, de s'insérer « dans la trame des nécessités de l'économie de la nature » (V. Labeyrie, 1974).



C. Souchon



Marka - F.H. Ragsdale

▲ *L'éducation de l'enfant est probablement la méthode la plus sûre pour que l'individu adulte comprenne ensuite quelle est sa place dans la biosphère et qu'une « conscience écologique » se développe en lui. Ici, une forêt le long d'un cours d'eau en Amérique septentrionale.*

Recherches et perspectives

Les concepts de l'écologie générale ont été peu à peu introduits et développés dans d'autres domaines. Par exemple, il s'est créé une *écologie médicale* (nouvelle approche des problèmes épidémiologiques de la transmission des maladies parasitaires, des effets de certains facteurs sur la santé humaine) primordiale du milieu environnant. Ainsi, la connaissance parfaite de la biologie du vecteur d'une maladie (le moustique par exemple), des biotopes qu'il occupe et de ses périodes de reproduction fournit des éléments précieux dans la lutte globale contre la maladie.

De même, la recherche des facteurs affectant en milieu urbain (écosystème *urbs*) l'équilibre psychique ou la santé physique des habitants peut aboutir à des propositions concrètes au niveau des travaux ou des projets d'urbanisme. L'approche écologique permet ici une meilleure vision des relations entre l'homme et son milieu de vie. C'est aussi le cas dans le cadre plus vaste de ce que l'on nomme l'*écologie humaine*, terme popularisé par le géographe Max Sorre (1947). Celui-ci constatait, en effet, que l'action des populations humaines est subordonnée aux caractères du milieu qu'elles occupent, et, par ailleurs, comme tout géographe, il s'intéressait aux transformations imposées par l'homme à la nature. Des sociologues, comme l'Américain Robert Ezra Park, ont utilisé les concepts écologiques pour l'étude des faits sociaux, surtout en sociétés urbaines : ils définissent des ensembles par le réseau de relations qui s'y exercent et délimitent ainsi des aires fonctionnellement homogènes. Actuellement, deux courants majeurs se dessinent en écologie humaine. Le premier s'intéresse surtout à l'adaptation des populations vis-à-vis des facteurs du milieu dans diverses situations climatiques et différents modes de vie. Le second cherche à préciser le fonctionnement des systèmes écologiques auxquels participe l'homme et le rôle qu'y joue ce dernier. Dans ces recherches de même qu'en écologie générale, on s'appuie de plus en plus sur la méthode d'analyse générale des systèmes (en partie issue de la cybernétique de Wiener) et sur des techniques de modélisation mathématique. Au-delà de ces tendances théoriques, de nombreux travaux écologiques de recherche se déroulent non seulement dans des pays industrialisés mais aussi dans des pays en voie de développement. Une certaine coordination pour l'étude des principaux écosystèmes est réalisée au sein de programmes internationaux, comme le Programme biologique international (P.B.I.) auquel a succédé le projet M.A.B. (« Man and Biosphere »).

L'enseignement de l'écologie, donné par l'intermédiaire des universités au niveau de la recherche et de l'enseignement supérieur, est maintenant largement présent dans les enseignements de biologie du secondaire, soit qu'il constitue des tranches de programme bien individualisées, soit qu'il imprègne largement l'ensemble éducatif. Dans beaucoup de pays, une initiation au niveau élémentaire, avec les tout jeunes enfants, est tentée avec succès : en France, des ouvrages de parution récente témoignent de l'intérêt que manifestent beaucoup de pédagogues pour l'écologie. L'éducation de l'enfant est en effet probablement la méthode la plus sûre pour que l'individu adulte comprenne ensuite quelle est sa place dans la biosphère et qu'une « conscience écologique » se développe en lui. Mais devant la rapidité des dégradations et l'emprise d'une technique brutale, il y a urgence : il faudrait dès maintenant que ceux qui agissent, bâtissent, décident (politiciens, technocrates, urbanistes, agronomes, forestiers, etc.) reviennent à une conception cohérente et plus juste du rôle de l'homme dans le monde vivant. Cela va peut-être d'ailleurs au-delà des choix de société, car c'est toute une philosophie nouvelle qui peut en découler. C'est à cette condition qu'il est permis de rester optimiste : « Peut-être y aura-t-il un autre siècle de choses vivantes... enfants, herbe verte, insectes d'été et vieilles gens... et non une planète consumée flottant dans l'univers, aussi abandonnée qu'un cratère de lune battu au vent » *(Joan Baez)*.

BIBLIOGRAPHIE

Généralités-facteurs écologiques

AGUESSE P., *Clefs pour l'écologie,* Seghers, Paris, 1971. - ALLEE W.C., EMERSON A.E., PARK T. et SCHMIDT K.P., *Principles of Animal Ecology,* Saunders, Philadelphie, 1965. - ASHBY M., *Plant Ecology,* Macmillan, Londres, 1963. - BILLINGS W.D., *Plants and the Ecosystem,* Macmillan, Londres, 1964. - BODENHEIMER F.S., *Précis d'écologie animale,* Payot, Paris, 1955. - BUCHSBAUM R. et M., *Basic Ecology,* The Boxwood Press, Pittsburgh, 1964. - CLARKE G.L., *Elements of Ecology,* Wiley, New York, 1954. - DAJOZ R., *Précis d'écologie,* Dunod,



C. Bevilacqua

▲ **Helianthemum chamaeciscus**, *un exemple de plante chaméphyte suffrutescente cespiteuse, d'après le schéma d'Ellemberg et Mueller-Dombois.*

Paris, 1971. - DAUBENMIRE R.F., *Plants and Environment,* Wiley, New York, 1959. - DAUBENMIRE R., *Ecology of Fire in Grasslands,* in *Adv. In Ecol. Res,* 5, p. 209-266, 1970. - DUVIGNEAUD P., *l'Écologie, Science moderne de synthèse,* vol. 2, *Écosystèmes et Biosphère,* min. de l'Éducation nationale et de la Culture, Bruxelles, 1962. - DUVIGNEAUD P., *la Synthèse écologique,* Doin, Paris, 1974. - KORMONDY E.J., *Concepts of Ecology,* Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey, 1969. - ELTON C., *Animal Ecology,* Sidgwick and Jackson, Londres, 1927. - FARB P., *l'Écologie,* in *le Monde vivant,* coll. Life, 1970. - KÜHNELT W., *Écologie générale,* Masson, Paris, 1969. - LACOSTE A. et SALANON R., *Éléments de biogéographie,* Nathan, Paris, 1969. - LEWIS T. et TAYLOR L.R., *Introduction to Experimental Ecology,* Acad. Press, Londres, 1967. - Mac FAYDEN A., *Animal Ecology,* Pitman, London, 1963. - ODUM E.P., *Fundamentals of Ecology,* Saunders, Philadelphie, 19171. - OZENDA P., *Biogéographie végétale,* Doin, Paris, 1964. - RAMADE F., *Éléments d'écologie appliquée,* Ediscience, Paris, 1974. - SACCHI C.F. et TESTARD P., *Écologie animale. Organismes et milieu.* Doin, Paris, 1971. - SOUCHON C. et J., *Notions d'écologie,* Dauphin, Paris, 1966. - WEAVER J.E. et CLEMENTS F.E., *Plant Ecology,* Mac Graw Hill, New York, 1938. - WHITTAKER R.H., *Communities and Ecosystems,* Mac Millan, New York, 1970.

Dynamique des populations

ADAMS L., *Population Ecology,* Dickenson, Belmont, 1970. - ANDREWARTHA H.G. et BIRCH L.C., *The Distribution and Abundance of Animals,* Chicago University Press, 1954. - AYALA F.J., *Environmental Fluctuations and Population Size,* in *Nature,* 231, p. 112-114, 1970. - BIRCH L.C., *The Role of Environmental Heterogeneity and Genetical Heterogeneity in Determining Distribution and Abundance,* in DEN BOER et GRADWELL, *Dynamics of Populations,* p. 109-128. - BLONDEL J., *Réflexions sur les rapports entre prédateurs et proies chez les Rapaces, I : les Effets de la prédation sur les populations des proies,* in *la Terre et la Vie,* 114, p. 5-32, 1967. - BOUGHEY A.S., *Ecology of Populations,* Macmillan, Londres, 1968. - CHABOUSSOU F., *Influence des pesticides sur la plante : conséquences écologiques* in *Bull. Soc. Écol.,* 1, p. 146-158, 1970. - CLARK L.R., GEIER P.W., HUGHES R.D. et MORRIS R.F., *The Ecology of Insect Populations in Theory and Practice,* Methuen and Co., Londres, 1967. - CLAUSEN J., KECK D.D. et HEESEY W.M., *Experimental Studies on the Nature of Species,* Carnegie Instit., Washington, 1940-1948. - DAJOZ R., *Dynamique des populations,* Masson, Paris, 1974. - DARWIN C., *l'Origine des espèces,* Schleider, Paris. - DEEVEY E.S., *Life Tables for Natural Populations of Animals, Quart. Rev. Biol.,* 22, p. 283-314, 1947. - ELTON C., *The Ecology of Invasions by Animal and Plants,* Methuen et Co., Londres, 1958. - FERRY C. et FROCHOT B., *Une méthode pour dénombrer les oiseaux nicheurs,* in *la Terre et la Vie,* 105, p. 85-102, 1958. - ID., *l'Avifaune nidificatrice d'une forêt de chênes pédonculés en Bourgogne : étude de deux successions écologiques,* in *la Terre et la Vie,* 1970. - GAUSE G.F., *Vérifications expérimentales de la théorie mathématique de la lutte pour la vie,* Hermann, Paris, 1935. - GERI C. et DUSSAUSOY G., *Étude d'une population de* Diprion pini *Hym. Symphytes en forêt de Fontainebleau,* in *Ann. Soc. ent. Fr,* 2, p. 535-548, 1966. - GIBAN J., LE LOUARN H. et SPITZ F., *État d'avancement des études sur les Micromammifères et les Oiseaux des mélezins du Briançonnais,* in *Ann. Zool. Écol. animal* (N° hors-série, *« La lutte biologique en forêt »*), p. 123-136, 1971. - HARPER J.L., *Approaches to the Study of Plant Competition,* in *Mechanism in Biological Competition,* Cambridge University Press, 1961. - HOLLING C.S., *The Components of Predation as Revealed by a Study of Small Mammal Predation of the European Pine Sawfly,* in *Can. Entom.,* 91, p. 293-320, 1959. - HUFFAKER C.B., *Experimental Studies on Predation : Dispersion Factors and Predator-Prey Oscillations,* in *Hilgardia,* 27, p. 343-383, 1958. - HUFFAKER C.B., MESSENGER P.S. et DE BACH P., *The Natural Enemy Component in Natural Control and the Theory of Biological Control,* in DE BACH, *Biological Control of Insects, Pests and Weeds,* p. 16-67, Chapman et Hall, Londres, 1964. - LAMOTTE M. et BOURLIÈRE F., *Problèmes d'écologie, I : l'Échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres,* Masson, Paris, 1969. - LAMOTTE M. et BOURLIÈRE F., *Problèmes d'écologie, II : l'Échantillonnage des peuplements animaux des milieux aquatiques,* Masson, Paris, 1971. - NICHOLSON A.J., *Dynamics of Insect Populations,* in *Ann. Rev. Ent,* 3, p. 107-136, 1958. - PETIT C. et PREVOT G., *Génétique et évolution,* Hermann, Paris, 1967. - PIMENTEL D., *Population Regulation and Genetic Feedback,* in *Science,* 159, p. 1432-1437, 1968. - PIMENTEL D. et STONE F.A., *Evolution and Population Ecology of Parasite-Host System,* in *Can. Ent,* 100, p. 655-662, 1968. - SLOBODKIN L.B., *Growth and Regulation of Animal Populations,* Holt, Rinehart et Winston ed., New York, 1966. - SOKAL R.R. et HUBER I., *Competition among Genotypes in* Tribolium castaneum *and Varying Densities and Gene Frequencies (the Sooty Locus), Amer. Nat.,* 97, p. 169-184, 1963. - SOLOMON M.E., *Population Dynamics,* Arnold, Londres, 1969. - SOUTHWOOD T.R.E., *Ecological Methods,* Methuen, Londres, 1966. - SPITZ F., *Facteurs du milieu agissant sur la multiplication de* Microtus arvalis, in *Ann. Epiphy,* 16, p. 399-400, 1965. - TABER R.D. et DASMANN R.F., *The Dynamics of Three Natural Populations of the Deer* (Odocoileus hemionus columbianus), in *Ecology,* 38, p. 233-246, 1957. - UTIDA S., *Population Fluctuations, an Experimental and Theoretical Approach,* in *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.,* 22, p. 139-151, 1957. - WALTERS M. et BRIGGS D., *les Plantes : variations et évolution,* Hachette, Paris, 1969. - WYNNE EDWARDS V.C., *Feed-back from Food Resources to Populations Regulation,* in WATSON, *Animal Populations in Relation to their Food Resources,* p. 413-427, Blackwell, Londres, 1970.

Phytosociologie

BOURNÉRIAS M., *Guide des groupements végétaux du Bassin parisien,* Sedes, Paris, 1968. - BRAUN-BLANQUET J., ROUSSINE N. et NÈGRE R., *les Groupements végétaux de la France méditerranéenne,* C.N.R.S., Paris, 1952. - BRAUN-BLANQUET J., *Pflanzensoziologie,* Springer, Vienne, 1964. - CLEMENTS F.E., *Plants Succession. An Analysis of the Development of Vegetation,* Carnegie Inst., Washington, 1916. - GOUNOT M., *Méthodes d'étude quantitative de la végétation,* Masson, Paris, 1969. - GUINOCHET M., *Logique et*

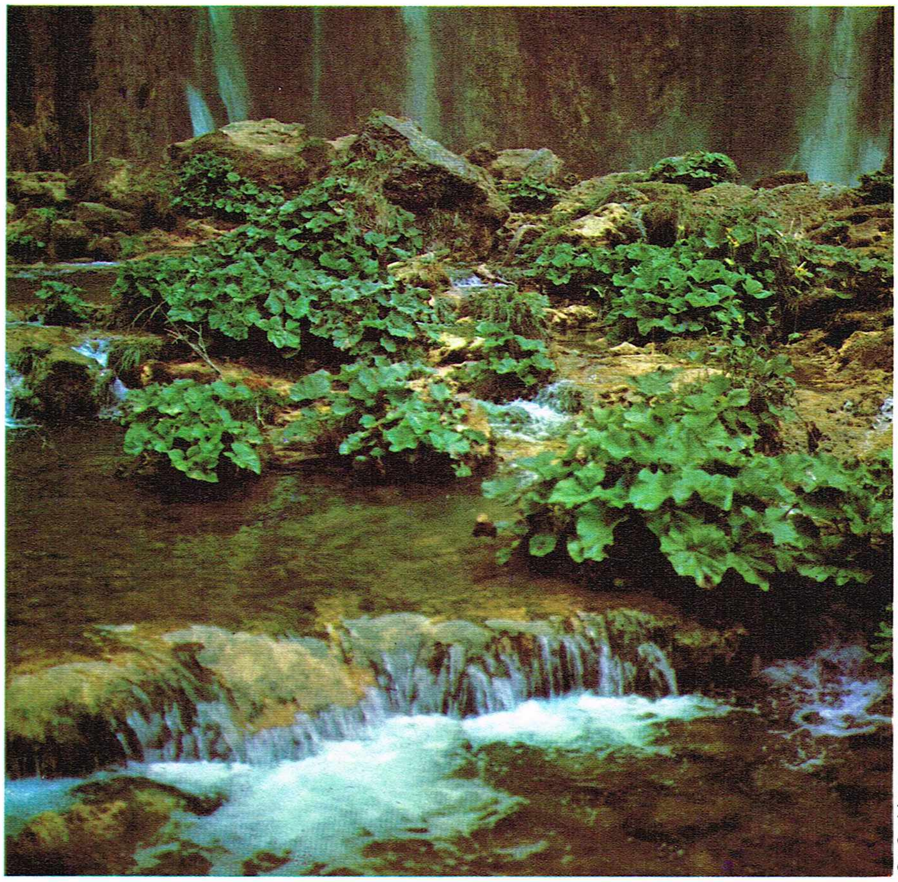
dynamique du peuplement végétal, Masson, Paris, 1955. - ID., *Phytosociologie,* Masson, Paris, 1973. - SOUCHON C. et ROUX G., *Méthodes de description de la végétation et cartographie,* in *Bull. A.P.B.G.,* 3, 197, p. 321-328, 1970.

Écosystèmes - Cycles biogéochimiques

BORMANN F.H. et LIKENS G.E., *The Nutrient Cycles of an Ecosystem,* in *Scient. American,* 223, 4, p. 92-101, 1970. - COLLIER B., COX G., JOHNSON A. et MILLER P., *Dynamic Ecology,* Prentice Hall, Englewood Cliffs, 1972. - DE VOS A., *Ecological Conditions Affecting the Productions of Wild Herviborous Mammals on Grasslands,* in *Adv. in Ecol. Res.,* 6, p. 137-183, 1969. - DUVIGNEAUD P. et DENAEYER-DE SMET S., *le Cycle des éléments biogènes dans l'écosystème forêt,* in *Lejeunia, Rev. de Bot.,* 5, 28, 1964. - DUVIGNEAUD P., DENAEYER S., AMBROES P. et TIMPERMAN J., *Recherche sur l'écosystème forêt,* in *Mém. Inst. Roy. Sci. nat. de Belgique,* 164, 1971. - DUVIGNEAUD P., *Productivité des écosystèmes forestiers,* in *Actes du Colloque de Bruxelles,* UNESCO, Paris, 1973. - ENGELMANN M.D., *Energetics, Terrestrial Field Studies, and Animal Productivity,* in *Adv. in Ecol. Res.,* 3, Acad. Press, Londres, 1966. - GOLLEY F.B., *Energy Dynamics of a Food-Chain of an Old-Field Community,* in *Ecol. Monog.,* 30, 2, p. 187-206, 1960. - HEDIN L., KERGUELEN M. et DE MONTARD F., *Écologie de la prairie permanente française,* Masson, Paris, 1972. - JEFFERS J.N., *Mathematical Models in Ecology,* Blackwell, Oxford, 1972. - LAMOTTE M. et BOURLIÈRE F., *Problèmes de productivité biologique,* Masson, Paris, 1967. - LIKENS G.E., BORMANN F.H., PIERCE R.S. et FISCHER D., *Nutrient-Hydrologic Cycle Interaction in Small Forestea Watershed Ecosystems,* in *Ecol. et cons.,* 4, p. 553-563, UNESCO, Paris, 1971. - MacFAYDEN A., *Energy Flow in Ecosystems and Its Exploitation by Grazing,* in *Grazing in Terrestrial and Marine Environments,* Blackwell, Oxford, p. 1-20, 1964. - MARGALEF R., *Perspectives in Ecological Theory,* Univ. of Chicago Press, Chicago, 1968. - NICHIPOROVICH A., *Photosynthesis of Productive Systems,* in *Acad. Sc. USSR,* 1967. - ODUM E.P., *The Strategy of Ecosystem Development,* in *Science,* 164, p. 262-270, 1969. - OVINGTON J.D., *Quantitative Ecology and the Woodland Ecosystem Concept,* in *Adv. in Ecol. Research,* 1, p. 103-192, 1962. - PESSON P., *Écologie forestière,* Gauthier - Villars, Paris, 1974. - PETRUSEWICTZ K. et MacFAYDEN A., *Productivity of Terrestrial Animals,* in *IBP Handbook,* 13, Blackwell, Oxford, 1970. - PHILIPSON J., *Ecological Energetics,* Arnold, Londres, 1973. - REICHLE D.E., *Analysis of Temperate Forest Ecosystems,* Springer, Berlin, 1970. - RODIN L.E. et BASILEVICH N.I., *Production and Mineral Cycling in Terrestrial Vegetation,* Oliver and Boyd, Londres, 1967. - SUKACHEV V. et DYLIS N., *Fundamentals of Forest Biogeocoenology,* Oliver et Boyd, Londres, 1, 1964. - TEAL J.M., *Community Metabolism in a Temperate Cold Spring,* in *Ecol. Monog.,* 27, p. 283-302, 1957. - WOODWELL G.M. et SMITH H.H., *Diversity and Stability in Ecological Systems,* in *Brookhaven Symposia in Biology,* 22, 1969. - WOODWELL G.M. et WITTAKER R.H., *Primary Production in Terrestrial Communities,* in *Am. Zool.,* 8, p. 19-30, 1968.

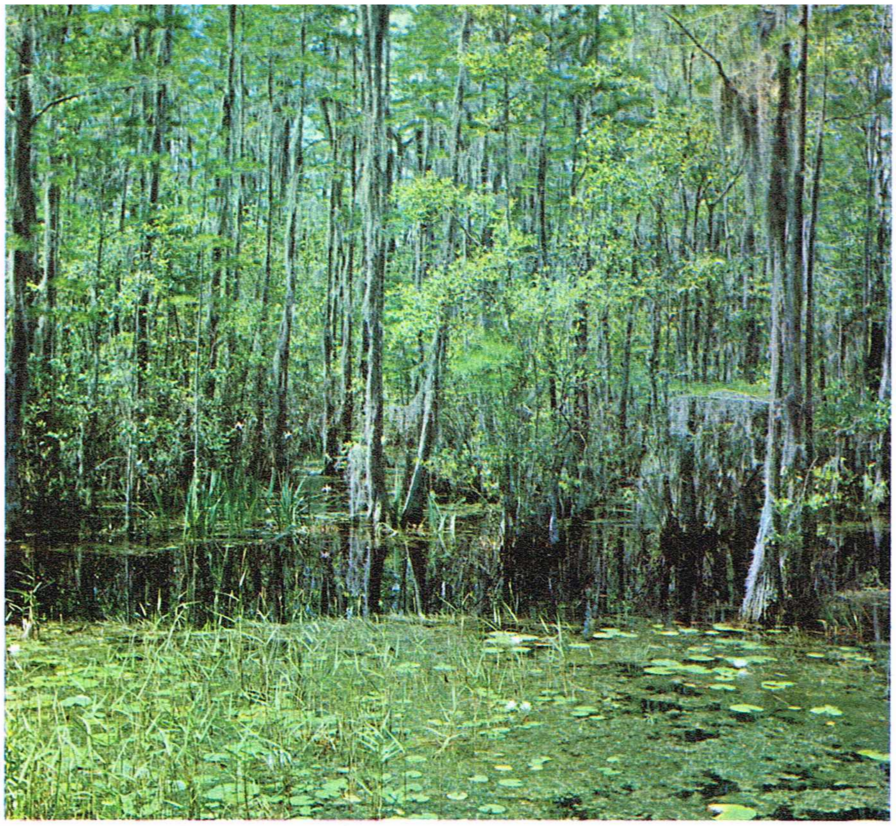
Les biomes et leur productivité

ADJANOHOUN E.J., *Études phytosociologiques des savanes de basse Côte-d'Ivoire (savanes lagunaires),* in *Vegetatio,* 11, 1-2, p. 1-38. - AUBREVILLE A., *Climats, forêts et désertification de l'Afrique tropicale,* in *Soc. d'éd. Géogr. Mar. et Colon.,* Paris, 1949. - AUBREVILLE A., *Étude écologique des principales formations végétales du Brésil et contribution à la connaissance des forêts de l'Amazonie brésilienne,* Centre techn. forest. tropical, Nogent-sur-Marne, 1961. - BASILEVICH N.I., RODIN L.Y. et ROZOV N.N., *Geographical Aspects of Biological Productivity,* in *Soviet Geography,* mai 1971, p. 293-317, 1971. - BELL H.V., *A Grazing Ecosystem in the Serengeti,* in *Sc. Amer.,* 225, 1, p. 86-93, 1971. - BIROT P., *Formations végétales du globe,* Sedes, Paris, 1965. - BORINSKII N.A., *Zoogéographie,* éd. Scientifico-pédagogiques, ministère de l'Enseignement, Moscou (en russe), 1951. - BOUGIS P., *le Plancton,* P.U.F., Paris. - BOYER A., *les Pêches maritimes,* P.U.F., Paris. - COLLECTIF, *les Divisions écologiques du monde. Moyens d'expression, nomenclature, cartographie,* in *Colloques internationaux du C.N.R.S.,* Paris, juin-juillet 1954, Paris, 1955. - DANSEREAU P., *Biogeography in an Ecological Perspective,* The Ronald Press, New York, 1957. - DÉCAMPS J., *la Vie dans les eaux douces,* P.U.F., Paris. - DORST J. et DANDELOT P., *Guide des grands Mammifères d'Afrique,* Delachaux et Niestlé, Neuchâtel, 1972. - ELHAI H., *Biogéographie,* Colin, Paris, 1968. - EVENARI M. et KOLLER D., *Desert Agriculture : Problems and Results in Israel. The Future of Arid Lands,* in *Amer. Ass. Adv. Sc.,* p. 390-413, 1956. - GUILLAUMET J.-L., *Recherches sur la végétation et la flore de la région du Bas-Cavally (Côte-d'Ivoire),* in *Mémoires ORSTOM,* 20, Paris, 1967. - KACHAROV D.N. et KOROVINE E.P., *la Vie dans les déserts,* Payot, Paris, 1942. - KIRA T. et SHIDEI T., *Primary Production and Turnover of Organic Matter in Different Forest Ecosystems of Western Pacific,* in *Jap. Journ. of Ecol.,* 17, 2, p. 80-87, 1967. - LAMOTTE M., *Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire) : présentation du milieu et du programme de travail,* in *la Terre et la Vie,* 21, p. 197-215, 1967. - LAMOTTE M., *la Participation au PBI de la station d'écologie tropicale de Lamto (Côte-d'Ivoire),* in *Bull. soc. écol.,* 1, 2, p. 58-65, 1970. - LE HOUÉROU H.N., *la Végétation de la Tunisie steppique,* in *Ann. I.N.R.A., Tunisie,* 42, 5, 1969. - LOSSAINT P. et RAPP M., *Répartition de la matière organique, productivité et cycle des éléments minéraux dans des écosystèmes de climat méditerranéen,* in *Écol. et cons.,* 4, p. 597-617, UNESCO, 1971. - MALBRANT R. et MACLATCHY A., *Faune de l'équateur africain français,* Lechevalier, Paris, 1949. - MONOD T., *les Déserts,* Horizons de France, Paris, 1973. - MOREL G., *Contribution à l'étude de la synécologie des Oiseaux du Sahel sénégalais,* in *Mémoires ORSTOM,* 29, Paris, 1968. - PAULIAN R., *Observations écologiques en forêt de basse Côte-d'Ivoire,* Lechevalier, Paris, 1947. - PESSON P., *la Vie dans les sols,* Gauthier-Villars, Paris, 1971. - PÉRÈS J.-M. et DEVEZE L., *Océanographie biologique marine,* P.U.F., Paris, 1964. - RICHARDS P.W., *The Tropical Rain Forest,* Cambridge University Press, 1952. - RICOU, *Étude biocœnotique d'un milieu naturel. La Prairie permanente pâturée,* Thèse Fac. Sc. Univ. Paris, 1967. - RYTHER J.H., *Photosynthesis and Fresh Production in the Sea,* in *Science,* 166, p. 72-77, 1969.



O. Geddo

▲ ***Un exemple de phytocénose à hygrophytes* (Petasites sp., *Mousses, Hépatiques*) *dans une zone ombragée et riche en eau.***



T. Poggio

▲ *Un bois paludéen en Géorgie (U.S.A.).*

- SCHNELL R., *la Forêt dense,* Lechevalier, Paris, 1951. - ID., *Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux,* 2 vol., Gauthier-Villars, Paris, 1970. - WALTER H., *Vegetations Zonen und Klima,* Ulmer, Stuttgart, 244 p., 1970. - ID., *Klimadiagram-Weltatlas,* Fischer, Iéna, 3 vol., 1960, 1964, 1967. - SCHAER J.P. et al., *Guide du naturaliste dans les Alpes,* Delachaux et Niestlé, Neuchâtel, 1972.

Écologie appliquée

BELLAN G. et PÉRÈS J.-M., *la Pollution des mers,* P.U.F., Paris, 1974. - BÉNARD J., BILIOTTI E., BOUVARD P., LABEYRIÉ V. et OZENDA P., *l'Écologie contre les nuisances pour la conservation de la nature,* Le Prat, Paris, 1974 (et autres tomes du *Précis général des nuisances*). - BONNEFOUS E., *l'Homme ou la Nature ?,* Hachette, Paris, 1971. - BOUGHEY A., *Man and the Environment,* Macmillan, New York, 1971. - BRESLER J.B., *Human Ecology,* Addison-Wesley, États-Unis, 1966. - BURCH W.R. et al., *Social Behaviour, Natural Resources, and the Environment,* Harper et Row, New York, 1972. - CARSON R., *Printemps silencieux,* Plon, Paris, 1963. - CEPEDE M., *la Faim occulte : la Lutte contre la faim,* in *le Courrier,* UNESCO, 7-8, 1962. - CHOVIN P. et ROUSSEL A., *la Pollution atmosphérique,* P.U.F., Paris, 1974. - CLARK C., *Population Growth and Land Use,* Macmillan, Londres, 1968. - COLAS R., *la Pollution des eaux,* P.U.F., Paris, 1973. - COLLECTIF, *Utilisation et conservation de la biosphère,* UNESCO, Paris, 1970. - COLLECTIF, *Écologie et aménagement,* in *Aménagement et Nature,* Paris, 1973. - COMMONER B., *Quelle terre laisserons-nous à nos enfants ?,* Seuil, Paris, 1969. - COURRIER DE LA NATURE Revue Périodique, Paris. - COX G.W., *Readings in Conservation Ecology,* Appleton, New York, 1969. - DASMANN R.F., MILTON J.-P. et FREEMAN P.H., *Ecological Principles of Economic Development,* J. Wiley, Londres, 1973. - DAVIS K. et BLUMENSTROM R.L., *Business, Society and Environment : Social Power and Social Response.* Mc Graw Hill, New York, 1971. - DORST J., *la Nature dénaturée* (extraits de *Avant que Nature ne meure,* in *« Points »*), Delachaux et Niestlé, Neuchâtel, 1965. - EHRLICH P.A. et EHRLICH A.H., *Population, Resources, Environment,* Freeman, San Francisco, 1970. - FRANKEL O.H. et BENNETT E., *Genetic Resources in Plants : Their Exploration and Conservation,* IBP Handbook, Blackwell, Oxford, 1970. - HEIM R., *Destruction et protection de la nature,* Colin, Paris, 1952. - KLATZMANN P., *Nourrir dix milliards d'hommes,* P.U.F., Paris, 1975. - LAMBERT J.M., *The Teaching of Ecology,* Blackwell, Oxford, 1967. - Mac HARG I., *Design with Nature,* Doubleday, New York, 1969. - MELLANBY K., *The Biology of Pollution,* Arnold, Londres, 1972. - MEADOWS et al., *Rapport sur les limites à la croissance,* in DELAUNAY J., *Halte à la croissance,* Fayard, Paris, 135-309, 1972. - ODUM H.T., *Environment, Power and Society,* Wiley-Interscience, Londres, 1971. - PELLERIN P., *Nature, attention : poisons !,* Stock, Paris, 1970. - SAINT-MARC P.H., *Socialisation de la Nature,* Stock, Paris, 1971. - *SCIENCE ET VIE, l'Environnement,* in n° 106 (spécial), 1974. - THERNISIEN J.A., *les Pollutions et leurs effets,* P.U.F., Paris, 1968. - THERNISIEN J.A., *la Lutte contre les pollutions,* P.U.F., Paris, 1968. - VAN DEN BOSCH R. et MESSENGER P.S., *Biological Control of Pests,* in *Intext. Educ. Publ.* Scranton., 1973. - WATT K., *Principles of Environmental Science,* Mc Graw-Hill, New York, 1973.



Bruce Coleman - J. Van Wormer

▶ *Un ours dans un parc américain.*



E. Miyazawa - Black Star

L'ÉTHOLOGIE

▲ ***L'éthologie : « Branche de la zoologie ayant pour objet l'étude du comportement des animaux dans leur milieu naturel » (Geoffroy Saint-Hilaire, 1855 ; Giard, 1972). L'étude, par les primatologues japonais, de macaques (dont quelques individus sont ici représentés au bain) montre bien l'importance et l'influence du réseau complexe des liaisons interindividuelles dans la découverte et l'utilisation de l'environnement.***

Les définitions des termes les plus couramment utilisés dans les disciplines du comportement permettent d'établir une première approche des objets du présent exposé.

Voici, par exemple, celles du *Vocabulaire de la psychologie* de Piéron.

Éthologie

— « Branche de la zoologie ayant pour objet l'étude du comportement des animaux dans leur milieu naturel » (Geoffroy Saint-Hilaire, 1855; Giard, 1972). Cette discipline connaît un regain d'intérêt considérable avec les travaux de l'école objectiviste de Lorenz et Tinbergen (depuis 1935). D'une part, elle est un complément précieux à l'étude des caractères morphologiques et anatomiques des animaux, en vue de la distinction des espèces et de la caractérisation des groupes zoologiques. D'autre part, elle devrait permettre de fonder l'expérimentation, dans le domaine du comportement animal, sur une base d'observation plus solide, et d'orienter les recherches zoopsychologiques et psychophysiologiques vers des espèces animales encore peu étudiées.

— « Étude sociologique des mœurs et de la morale humaine. »

Éthologie objective

— « L'école de Lorenz-Tinbergen pratique sous ce terme l'étude des comportements instinctifs des animaux fondée sur une description exacte de ces comportements dans leur complexité réelle, et tend à découvrir leurs causes par voie expérimentale ainsi qu'à retracer leur évolution dans la série zoologique par des comparaisons interspécifiques *(éthologie comparée)*. Dans l'esprit de Lorenz, l'éthologie objective s'oppose à toute théorie préconçue de l'*instinct*, que celle-ci soit d'ordre physiologique (mécaniste) ou d'ordre psychologique (finaliste). »

Comportement

— « Ce vieux mot pascalien, réintroduit par Piéron (1907) dans le langage psychologique comme équivalent de *behavior* (ou *Verhalten*), désigne les manières d'être et d'agir des animaux et des hommes, les manifestations objectives de leur activité globale. Pierre Janet a désigné du nom de *conduites* certaines actions, certaines formes particulières du comportement humain (conduites de l'attente, du triomphe ou de l'échec, etc.). Le comportement est l'objet d'étude de la *psychologie objective*. »

Ainsi, c'est seulement dans la seconde moitié du XIXe siècle que le terme d'éthologie a été utilisé pour désigner une discipline qui concernait la zoologie et qui, comme l'approche morphologique, se donnait une finalité de caractérisation taxonomique et de comparaison phylogénétique.

Il faut souligner qu'*avec l'éthologie objectiviste, on se réfère à une discipline zoologique à valeur descriptive, comparative, évolutive et expérimentale ;* il est intéressant que des hommes comme Piéron la sentent comme *cherchant à se distancier de deux courants instinctivistes (mécaniste et finaliste) considérés comme préconçus.*

Approche historique

Il est impossible de comprendre les contenus actuels de l'éthologie sans une connaissance de l'organisation historique progressive des idées dans ce champ des connaissances.

Les origines

Sans aucun doute, les hommes du Paléolithique étaient déjà parvenus intuitivement à l'idée d'une caractérisation possible des animaux par certains au moins de leurs comportements, et ils devaient utiliser cette connaissance dans leurs méthodes de chasse. Il est cependant difficile de juger avec sûreté du niveau de leur réflexion par la seule analyse des peintures murales des cavernes, bien que celles-ci révèlent des mouvements, des postures, des attitudes souvent exacts jusque dans leurs détails... d'autant mieux apparents d'ailleurs que l'environnement végétal ne vient jamais distraire l'attention dans ce type de représentation.

Un pas a été franchi lorsque des hommes, en domestiquant les animaux, ont su tirer parti de leurs dispositions éthologiques pour orienter et organiser leur action. Très probablement, ces hommes ont d'abord procédé vis-à-vis des troupeaux à la manière dont procèdent encore les



▲ *Les hommes préhistoriques, déjà, étaient parvenus intuitivement à l'idée d'une* **caractérisation possible des animaux** *par certains au moins* **de leurs comportements,** *comme le révèlent ces peintures murales de Kondoa Trangi (Kolo) en Tanzanie.*

Lapons, qui sont nomades pendant les migrations des rennes et sédentaires pendant leur pâturage à points fixes. Quelle que soit la phase, les rythmes physiologiques de l'homme coïncident avec ceux de l'animal, qui cependant reste canalisé par le premier dans ses évolutions et utilisé par lui de tous les points de vue.

Cette interdépendance de l'homme et de l'animal crée des liens : par exemple, si le jeune chiot ou le jeune porc sauvage nourri par une femme en même temps ou à la place de l'enfant de celle-ci s'attache à l'animal bipède, de son côté, celui-ci développe un attachement réciproque. L'identification est proche, et si les étapes nous échappent encore, du moins l'évocation de civilisations comme celle de l'Égypte pharaonique (cultes d'Isis, du bœuf Apis, etc.) montre que l'assimilation s'est faite et qu'elle se poursuivra longtemps dans l'imagination humaine. Dans la mythologie grecque, les Centaures, le Minotaure et les apparitions volontaires de Zeus sous des formes animales ou humaines attestent qu'à cette époque l'ensemble de l'animalité comprend vraiment toutes les espèces (y compris la nôtre) sans coupures fondamentales.

L'Antiquité

C'est avec la pensée aristotélicienne et ses développements que naissent les prémisses structurées d'une réflexion sur les comportements, accompagnée d'une coupure entre l'homme et les animaux. Cette pensée distingue trois sphères : la végétative, la sensitive et la rationnelle. Les animaux, qui possèdent les deux premières, sont doués de sensibilité et de motricité, à quoi s'ajoutent une « mémoire » et une « imagination » qui les conduisent à une « intelligence empirique » impliquant une faible possibilité de choix. L'homme, par contre, joint la raison à l'habitude et à la nature, et peut donc choisir « librement ». Cette séparation de l'homme et de l'animal conduit obligatoirement à l'anthropocentrisme, soit que l'animal serve à ridiculiser ou à éduquer l'homme en prenant ses travers ou ses qualités (épopée de la Batrachomyomachie, comédies d'Aristophane, fables d'Ésope, etc.), soit qu'on l'utilise pour punir l'homme qui transgresse les règles sociales (réincarnation des bouddhistes).

Il est évident qu'une rupture s'installe dans la continuité d'autrefois. Elle aboutit à opposer deux types d'actes dans le comportement.

— Les comportements qui, à première vue, donnent l'impression de la régularité mécanique, de la stabilité spécifique, de l'indépendance vis-à-vis des résultats atteints ; leur valeur réelle ne peut être révélée que par la qualité globale qui les caractérise (survie, reproduction, etc.) ; ces actes seraient l'apanage des animaux infra-humains et de l'homme et caractériseraient les *comportements instinctifs*.

— Les comportements qui, au contraire, apparaissent d'emblée davantage modifiables, plus susceptibles d'être soumis à une correction en fonction de leurs résultats et dont la valeur transparaît déjà à travers la stratégie de leur déroulement. Ces actes seraient le propre de l'homme et caractériseraient les *comportements intelligents*.

Cette opposition, dont les conséquences épistémologiques sont énormes, sera encore renforcée par l'idéologie chrétienne, bien que certains penseurs aient souligné avant l'époque moderne qu'une telle coupure établie *a priori* fausse l'analyse.



▶ *L'interdépendance* **de l'homme et de l'animal** *crée des liens : l'identification s'est faite jusqu'à l'assimilation, notamment dans* **la civilisation** *de l'Égypte pharaonique ; ici, la déesse Isis.*



Archives I.G.D.A. - Scala

◀ *L'idée d'une séparation radicale entre les animaux et l'homme va marquer la pensée de* **René Descartes.**

La Renaissance

Si la Renaissance accumule une grande quantité de faits aux niveaux anatomique ou physiologique (Léonard de Vinci, Belon, Rondelet, Aldrovande, Vésale, Servet, etc.), elle s'intéresse peu au comportement. Certains penseurs des XVIe et XVIIe siècles reviennent toutefois sur les affirmations des Anciens.

Montaigne, par exemple, réunit l'instinct et l'intelligence faute de critères objectifs pour les séparer : « Il n'y a pas d'apparence d'estimer que les bêtes fassent par inclination naturelle et forcée les mêmes choses que nous faisons par notre choix et notre industrie : nous devons conclure de pareils effets pareilles facultés. » Si ces vues s'appuient sans doute parfois sur certaines extrapolations hâtives à partir des comportements réels des animaux, elles n'en conduisent pas moins nettement à faire une place — pas toujours la première — à l'homme dans le règne animal.

A l'inverse, c'est l'idée d'une séparation radicale entre les animaux et l'homme qui va marquer la pensée de Descartes et le conduire à la description de « bêtes-machines », prisonnières de leurs automatismes. Malgré certaines oppositions, comme celle de Gassendi, c'est sur cette base que l'évolution se poursuit, préparant le succès éphémère de certains concepts mécanistes au XIXe siècle. Pour Descartes, ce qui nous est le mieux connu, le plus familier, c'est l'âme, substance spirituelle que nous pouvons saisir directement. A l'autre pôle, se situe la mécanique des corps, accessible à des recherches empiriques ou expérimentales.

Véritable continuateur de Descartes, Locke jettera les bases de l'école empiriste anglaise, ajoutant à l'intuition directe de nos idées une recherche des lois de la composition des idées simples par association successive ou simultanée.

Le XVIIIe siècle

Le XVIIIe siècle va représenter un véritable carrefour pour l'affrontement de tous les grands courants de la pensée moderne.

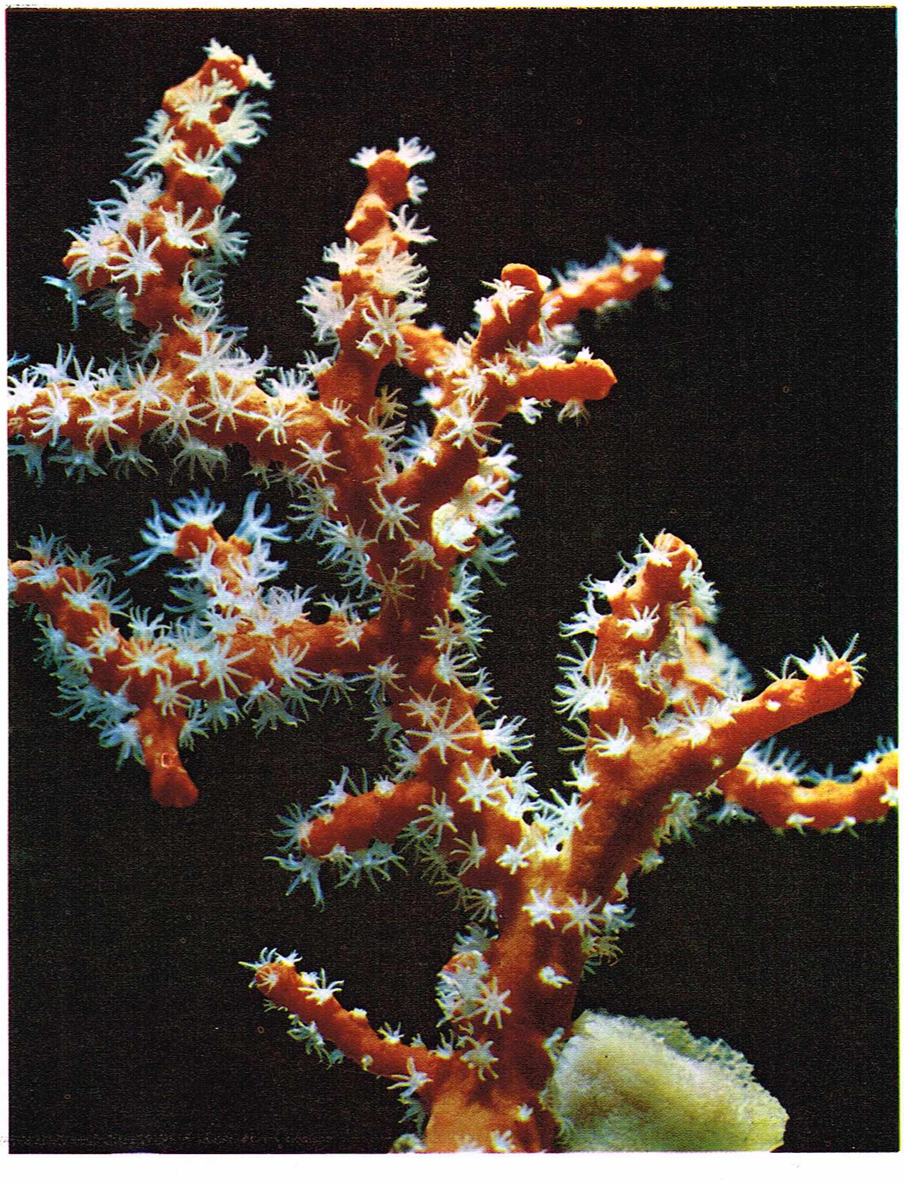
Linné classe les espèces végétales et animales, ordonnant les correspondances, précisant les descriptions, rapprochant les semblables. Cependant, fidèle à sa foi en la création divine, il refuse presque jusqu'à la fin de sa vie de voir les apparentements d'espèces ; sa belle systématique, dont aucun naturaliste moderne ne peut se passer, fige étrangement la nature en une juxtaposition de formes distinctes dont on décrit les rapports anatomiques mais dont on ne cherche pas les règles d'ordonnancement.

Buffon, adversaire irréductible de « Monsieur Linné », classe lui aussi les espèces, ou plutôt, il les décrit de son style alerte, avançant vers l'étude de leurs mœurs. Remarquable vulgarisateur, il a une grosse influence, d'autant que ses efforts coïncident avec l'action de Rousseau. S'il croit, malheureusement, encore à la génération spontanée, il n'en entrevoit pas moins une unité de plan, une continuité dans la série des êtres : existence d'intermédiaires entre les quadrupèdes, les Oiseaux, les Poissons et le reste des animaux ; intermédiaire possible (polypes) entre les animaux et les plantes. Cependant, ces idées sont encore peu assurées et soumises à la pression des hégémonies spiritualistes de l'époque. Il décrira des espèces animales « nobles », irréductibles les unes aux autres depuis la « création » (lion, tigre, éléphant, ours, etc.) et des espèces « ordinaires », qui semblent dériver les unes des autres sous l'effet de la « dégénération » (cheval et âne ; brebis, chèvre et gazelle ; loup, renard et chien ; panthère, léopard et chat, etc.). Ces idées prétransformistes ne s'organisent pas en un système cohérent, mais elles s'imposent certainement au jeune Lamarck, que Buffon fait entrer au service du Jardin du Roy en 1778.

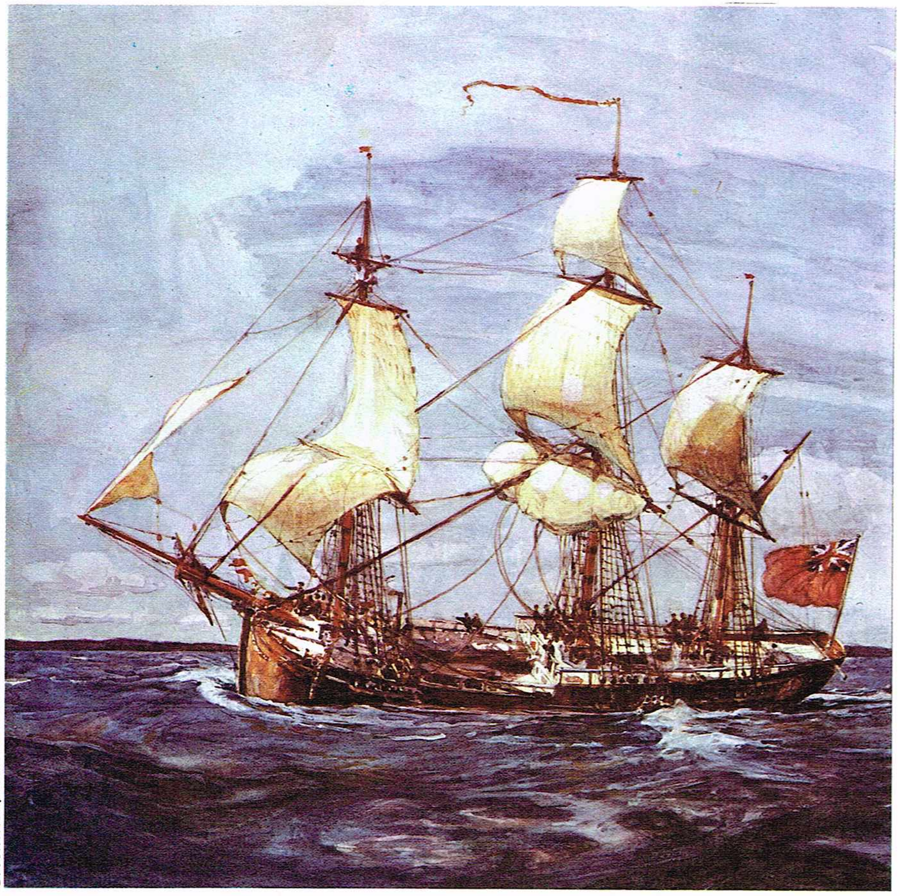
Pendant ce temps, certains continuent à unifier l'instinct et l'intelligence (G. Leroy attribue aux animaux une « intelligence pratique » ; Condillac considère que le concept d'instinct est vide de sens), alors que d'autres établissent l'idée d'instinct comme caractéristique d'une partie seulement des actes du monde animal, idée qui sera défendue ardemment un peu plus tard par F. Cuvier.

Au moment où s'achève le XVIIIe siècle, le goût de la nature s'est particulièrement développé dans le public cultivé, en même temps que la société européenne « éclairée » devenait « scientiste » et que l'esprit philosophique se répandait dans toutes les classes. Le rationalisme cartésien, le déterminisme issu des travaux de l'analyse leibnitzienne, l'esprit expérimental newtonien, et le matérialisme de Lavoisier ont pénétré les cerveaux. Rousseau prône l'anti-science en ouvrant cependant

▼ *Buffon entrevoit une continuité dans la série des êtres, les polypes (ici, un* **Corallium rubrum***) se trouvant peut-être en situation d'intermédiaire entre les animaux et les plantes.*



G. Mazza



Greenwich, National Maritime Museum



C. Bevilacqua

▲ *En haut, le navire sur lequel le capitaine James Cook (en bas) entreprit les expéditions qui marquèrent la fin de l'ère des voyages de découverte et le début de celle des explorations scientifiques au XVIIIe siècle.*

▶ *Page ci-contre, les noms des hommes qui ont jalonné l'histoire des sciences du comportement de 1550 à 1950.*

toutes grandes les portes de la nature à ses disciples. Kant sépare radicalement la science de la philosophie, et le grand mouvement d'idées et de structures issu de la Révolution française de 1789 ou de ses prémices favorise l'ascension de l'esprit scientifique.

A l'ombre de tels événements, se prépare l'avènement de l'observation scientifique objective sur les animaux et l'homme.

Avant de quitter le XVIIIe siècle, il nous faut signaler deux faits de la plus grande importance pour l'avenir.

— C'est au cours de ce siècle qu'est dépassée l'habitude prise par les explorateurs de recueillir de façon aveugle tous les matériaux possibles. Chaque grande expédition s'adjoint désormais au moins un naturaliste de profession. Joseph Banks, qui accompagne le capitaine Cook, sert ainsi de précurseur aux grands découvreurs que seront Bonpland, Humboldt et Darwin. Ainsi se trouvent réalisées des récoltes rationnelles de matériel qui, complétées par des observations directes sur les mœurs des animaux recueillis, alimenteront aussi bien la méthodologie classificatrice de Linné que le transformisme de Lamarck.

— Simultanément, dans les sciences de la nature, des hommes comme Réaumur et ses disciples (Bonnet, de Geer, Trembley, entre autres) montrent la voie de l'observation précise, de l'expérimentation fine et de la transcription fidèle des faits. Ainsi, ses *Mémoires pour servir à l'histoire naturelle des Insectes* ont dominé le XVIIIe siècle et vont constituer un modèle pour beaucoup d'auteurs du XIXe siècle. Chez Réaumur, la rigueur expérimentale (« plus les faits s'écartent de la règle générale et plus ils ont besoin d'être prouvés ») mais aussi les ouvertures nouvelles sur le comportement (conception des « franges d'intelligence » chez les animaux) dépassent de beaucoup en précision les idées souvent mièvres de Buffon, dont le timide transformisme avait cependant introduit un coin de science dans la doctrine de l'Église. De nombreux chapitres de Réaumur contiennent une masse considérable d'observations sur les façons de vivre, les mœurs, les « industries » des Insectes ; il s'est attaché passionnément aux questions d'embryologie et de génétique. A bien des égards, son œuvre est de tout premier plan.

Le XIXe siècle

C'est au cours de la première moitié du XIXe siècle que sera établie la base du comportement, qui émerge lentement de la simple histoire des mœurs.

A ce titre, le génie de F. Huber, inspiré par Réaumur, semble exemplaire. Cet aveugle, doué d'un solide esprit d'investigation, se livra à d'importants travaux sur les abeilles et les fourmis. Son fils et continuateur, J.-P. Huber, étendit les recherches sur les fourmis et observa les bourdons.

Ces deux chercheurs s'intéressent à tous les aspects de la biologie, de l'équilibre social et du comportement des Insectes étudiés : l'époque est à l'observation d'ensemble, non à la spécialisation. F. Huber démontre, entre autres, la réalité et le rôle de la ventilation dans la ruche, décrit les vols nuptiaux et précise plusieurs des faits rapportés par Réaumur ; J.-P. Huber, grâce à l'emploi d'une méthode expérimentale rigoureuse, découvre les modalités du désailage des fourmis femelles fondatrices, met en rapport ce désailage avec la séparation de la colonie, la fécondation et l'aptitude à fonder une nouvelle société. La même méthode conduit à la certitude d'une orientabilité dans l'environnement et d'une communication entre individus différents d'une même espèce chez les Hyménoptères sociaux. En outre, l'« esclavagisme » des fourmis et le transport du couvain sont démontrés par les mêmes auteurs.

Cependant, l'enthousiasme et l'admiration se surajoutent très souvent à la précision des observations, et l'interprétation des faits dépasse la pure objectivité pour rejoindre une philosophie. Par exemple, si J.-P. Huber annonce sans doute les futurs taxonomistes du comportement lorsqu'il écrit : « Chaque espèce a ses mœurs, chaque individu sa constitution particulière... », il dépasse les strictes règles de l'objectivité lorsqu'il voit chez les fourmis « esclavagistes » où « règne l'ordre et l'harmonie », « l'Auteur de la nature tracer de sa main toute-puissante les lois d'une république exempte d'abus, ébauchant le modèle de ces sociétés complexes où la servitude s'allie à l'intérêt commun ». De même, il révèle les préoccupations philosophiques de certains de ses contemporains lorsqu'il écrit à propos des rapports entre fourmis dans les colonies mixtes, qu'il a souvent observées : « Ce grand trait où brille une bonté infinie, en nous rappelant les abus auxquels une institution semblable est sujette chez plusieurs nations policées, nous fait admirer la douceur des lois par lesquelles la Providence régit ces peuplades dont elle s'est réservée l'entière direction, et nous montre qu'en livrant l'homme à lui-même, elle l'a placé sous une grande et redoutable responsabilité. »

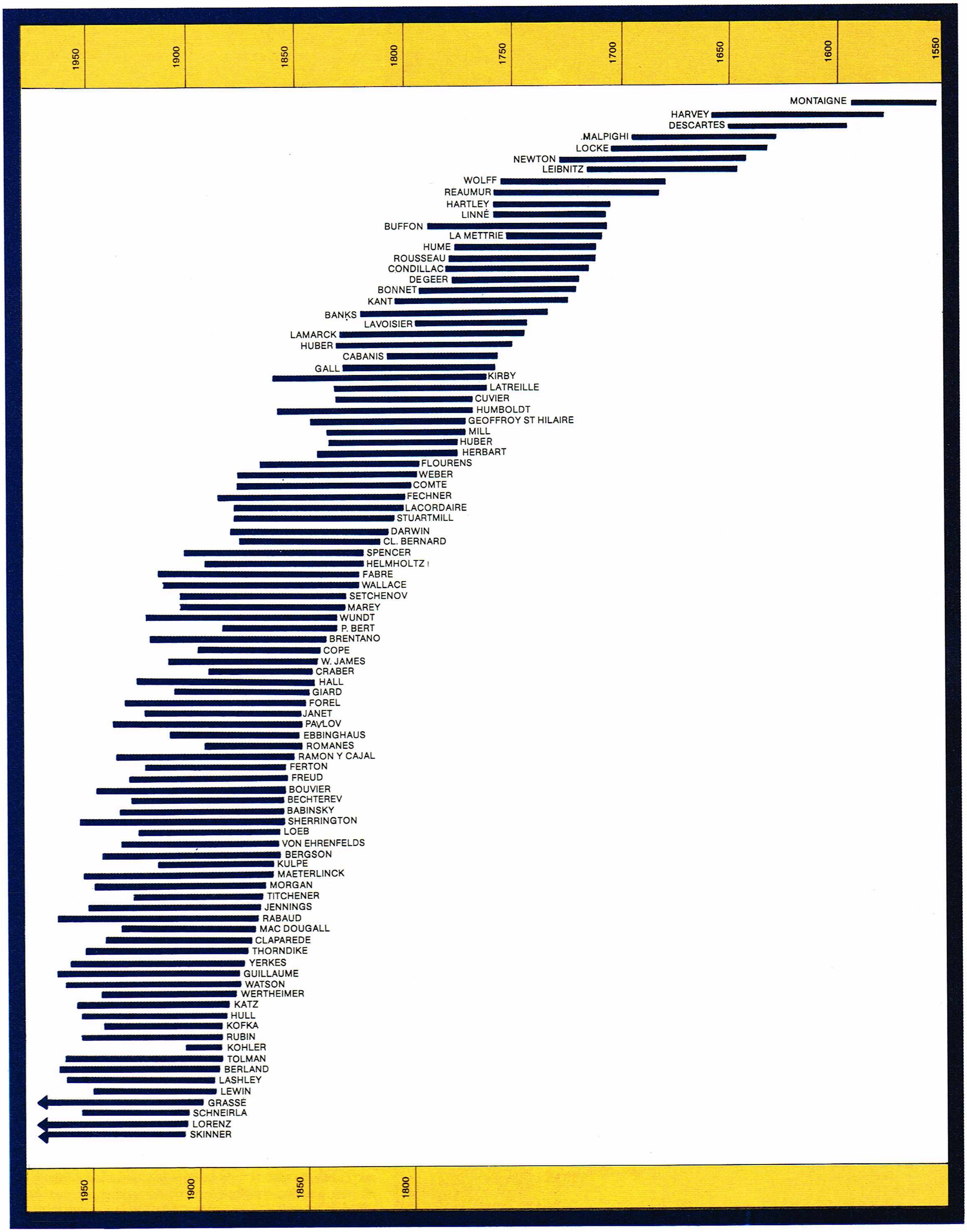
Plus que tous les autres sans doute, les comportements des Insectes sociaux frappent les observateurs et les conduisent à poser les problèmes de l'instinct dans les termes où ils vont se trouver discutés pendant cent ans. Cette problématique se caractérise par :

— une opposition simpliste entre le comportement « rigide » de l'animal et le comportement « libre » de l'homme. Ainsi, H. Burmeister écrit en 1836 : « L'instinct de l'animal est l'analogue de l'âme de l'homme ; une âme ne différant de celle de l'homme que par les nécessités imposées à toutes ses actions, alors que l'âme humaine est indépendante des nécessités et résout ses problèmes en toute liberté » ;

— mais aussi des possibilités non négligeables de « régulation », au moins pour certains comportements « qui se présentent comme le résultat d'une analyse libre et rationnelle ainsi que d'un certain degré de réflexion... la réflexion chez les Insectes consistant dans le choix des meilleures voies pour atteindre un objet », comme l'écrit Burmeister, qui ajoute : « L'expérience acquise peut continuellement être utilisée si elle est avantageuse et ceci grâce à une disposition particulière de l'âme que nous nommons mémoire. »

On ne sait si ces auteurs sentaient vraiment leurs contradictions de raisonnement, mais tout cela reste confus ; en particulier, les interférences entre instinct et intelligence sont nombreuses tant les définitions sont peu opératoires.

F. Cuvier considère l'instinct comme « une sorte de rêve, une vision que les animaux poursuivent toujours, qui les fait agir à la manière de somnambules », une « faculté spéciale qui leur est accordée comme supplément à l'intelligence et pour concourir avec elle et avec la force



1950
1900
1850
1800
1750
1700
1650
1600
1550
MONTAIGNE
HARVEY
DESCARTES
MALPIGHI
LOCKE
NEWTON
LEIBNITZ
WOLFF
REAUMUR
HARTLEY
LINNÉ
BUFFON
LA METTRIE
HUME
ROUSSEAU
CONDILLAC
DE GEER
BONNET
KANT
BANKS
LAVOISIER
LAMARCK
HUBER
CABANIS
GALL
KIRBY
LATREILLE
CUVIER
HUMBOLDT
GEOFFROY ST HILAIRE
MILL
HUBER
HERBART
FLOURENS
WEBER
COMTE
FECHNER
LACORDAIRE
STUARTMILL
DARWIN
CL. BERNARD
SPENCER
HELMHOLTZ
FABRE
WALLACE
SETCHENOV
MAREY
WUNDT
P. BERT
BRENTANO
COPE
W. JAMES
CRABER
HALL
GIARD
FOREL
JANET
PAVLOV
EBBINGHAUS
ROMANES
RAMON Y CAJAL
FERTON
FREUD
BOUVIER
BECHTEREV
BABINSKY
SHERRINGTON
LOEB
VON EHRENFELDS
BERGSON
KULPE
MAETERLINCK
MORGAN
TITCHENER
JENNINGS
RABAUD
MAC DOUGALL
CLAPAREDE
THORNDIKE
YERKES
GUILLAUME
WATSON
WERTHEIMER
KATZ
HULL
KOFKA
RUBIN
KOHLER
TOLMAN
BERLAND
LASHLEY
LEWIN
GRASSE
SCHNEIRLA
LORENZ
SKINNER
1950
1900
1850
1800



Boyer - Viollet

▲ ▼ *Ci-dessus, l'entomologiste J. H. Fabre; dans le débat instinct-intelligence, il alimentera la querelle en décrivant l'instinct comme une « activité innée, spécifique, immuable, aveugle, adaptée à un but biologique... » et comparera* l'activité instinctive de l'animal *(ci-dessous, une chenille en position de dissuasion) à la* motricité végétative *dont l'homme n'a pas* normalement « conscience » *dans son propre corps.*



G. Richard

et la fécondité au juste degré de conservation de chaque espèce ».

H. Spencer décrit en parallèle l'intelligence comme une acquisition secondaire qui « substitue à l'infaillibilité de l'instinct les incertitudes de l'activité rationnelle ».

A. Comte et les positivistes adhèrent à la conception selon laquelle l'instinct n'est qu'une forme d'intelligence pratique et non une catégorie spéciale de comportement. C. Cope ne conçoit pas d'instinct sans intelligence.

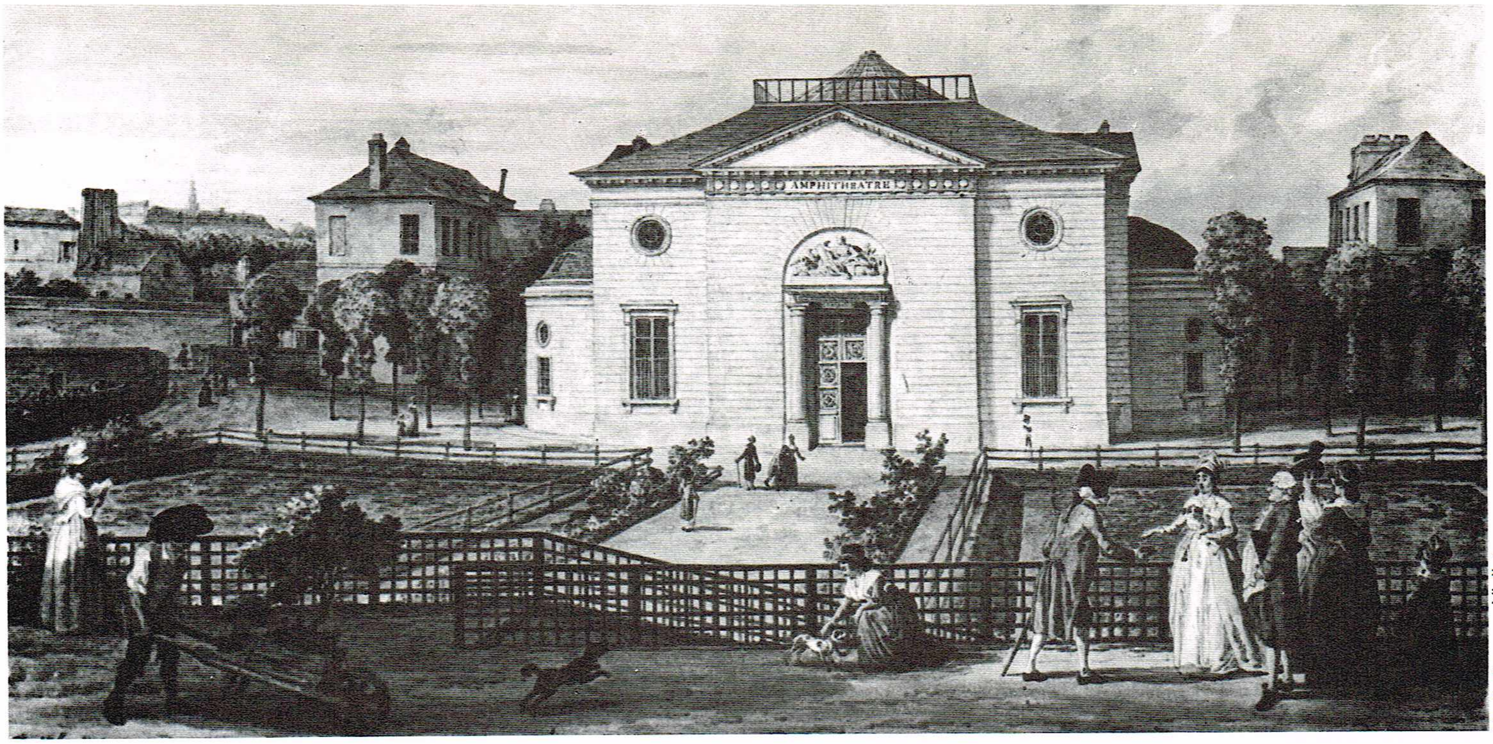
Les écrits enflammés de J. H. Fabre alimentent la querelle : celui-ci décrit l'instinct comme une « activité innée, spécifique, immuable, aveugle, adaptée à un but biologique puisque manifestation de l'esprit universel, du Créateur de la nature... », et il déclare : « L'instinct sait tout dans les voies invariables qui lui sont tracées, il ignore tout en dehors de ces voies. » Mieux encore : « L'Insecte ignore ses merveilleux talents, de même que l'estomac ignore sa chimie savante. Il maçonne, il tisse, il chasse, il poignarde, il paralyse comme il digère, comme il sécrète le venin de son arme, la soie de sa coque, la cire de ses rayons, toujours sans se rendre compte des moyens et du but. » *(Souvenirs entomologiques.)*

Il est intéressant de signaler que cet auteur compare l'activité instinctive de l'animal à la motricité végétative dont l'homme n'a pas normalement « conscience » dans son propre corps. Il devient alors possible de traiter cette activité comme un véritable automatisme, un « rêve », et de se dispenser de faire son analyse, en considérant qu'il s'agit d'un phénomène dû à une Providence organisatrice. Cependant, même pour Fabre, cette rigidité spécifique n'exclut pas un certain discernement : « L'instinct discerne le sec de l'humide, l'abrité du découvert, le solide du fragile et sait choisir un gîte aux moindres frais. » Cette rigidité peut même être compatible avec quelques possibilités de régulation chez des espèces « privilégiées » : le *Copris,* qui adapte parfois son comportement à la collecte et à la préparation de son matériau stercoral, l'osmie, qui « dispose » du sexe de sa progéniture, etc. Sans doute ces conceptions contribuent-elles à valoriser l'idée d'une utilisation possible des critères « fixes » de comportements en complément des caractères morphologiques pour la comparaison interspécifique, mais elles enferment la recherche de Fabre dans un cadre étroit et figé.

Malgré la tendance à l'interprétation subjective, les faits se sont accumulés pendant les cinquante premières années du XIX[e] siècle, en ce qui concerne à la fois des comportements simples, comme ceux de la ponte de divers Insectes, et des comportements plus complexes, comme ceux des Hyménoptères prédateurs. Mais c'est au sujet de la liaison des animaux avec leur milieu qu'on saisit le mieux à quel point les matériaux descriptifs ne permettaient pas encore d'aboutir aux interprétations définitives. Par exemple, les Huber ont établi la réalité d'une reconnaissance par l'odeur dans les sociétés de fourmis; mais si les mêmes auteurs, puis Kirby et Spence, Goureau, ont acquis la certitude de l'existence d'une communication chez les Hyménoptères sociaux, les moyens de cette communication, sa liaison avec les afférences sensorielles possibles n'ont pas été découverts. Les traités ou manuels qui abordent les problèmes du comportement (Kirby et Spence, Burmeister, Blanchard) reflètent totalement l'absence de généralisation qui existe à cette époque.

Ce n'est pourtant pas faute de capacités et d'exemples de généralisation : les magnifiques leçons de Lamarck en sont une preuve absolue. Ce protégé de Buffon qui a vécu, grandi parmi les collections du Jardin du Roy (devenu le Muséum d'histoire naturelle par décision de la Convention) se chargea à l'aube du XIX[e] siècle d'étudier les riches collections d'Invertébrés du Muséum. Il conçut un système révolutionnaire de filiation des formes et des structures.

La contribution de Lamarck au transformisme s'appuie sur l'idée d'une dérivation des êtres complexes à partir des plus simples; l'emploi plus fréquent d'un organe fortifie peu à peu cet organe et, réciproquement, le plus faible usage l'affaiblit ou même le fait disparaître. Lamarck pense que ce qui est gagné ou perdu dans ces conditions est conservé par la génération aux nouveaux individus pourvu que les changements soient communs aux deux sexes. Bien entendu, la durée joue un rôle capital dans ces transformations, dues à la pression progressive du milieu.



N. D. Roger - Viollet

▲ *L'amphithéâtre* **du Jardin du Roy,** *actuel Jardin des Plantes, à Paris (gravure de* **B. Hilaire, 1795, Bibliothèque nationale).**

Cette médiation du transformisme par des comportements exprimés dans les milieux de vie des êtres vivants requiert une attention particulière à cette époque. En effet, les progrès de la physiologie du système nerveux (qui ont dépendu des progrès de l'optique : anatomie microscopique, et de l'électricité : électrophysiologie), comme les développements de la psychologie (philosophie déterministe de La Mettrie, traité des sensations de Condillac, physiologie de la sensation de Bonnet, etc.), ont conduit peu à peu à mettre l'accent sur les organes des sens comme décodeurs du milieu et la mesure psychophysique comme méthode d'étude des comportements.

Cependant, contrairement à ce qui s'est produit pour l'évolution du concept d'instinct, c'est d'abord la psychologie humaine qui se préoccupe de fonctionnement d'organes sensoriels.

Le premier sans doute à avoir parlé de mesure en psychologie fut Wolff (1734). Mais c'est Herbart qui, en 1821, affirma que la psychologie devait se fonder sur l'expérience, la métaphysique et les mathématiques; c'est lui qui insista sur l'échelon différentiel, que Weber précisa en 1846, après avoir distingué des classes de sensations dans le toucher (pression, température, localisation), et que Fechner utilisera comme quantification indirecte des phénomènes psychiques (1860).

Helmholtz, physiologiste rattaché par les idées à l'école empiriste anglaise, inventa des appareils et des méthodes originales de mesure; il utilisa les temps de réaction pour mesurer la vitesse de l'influx nerveux chez l'homme. Mais c'est vraiment à Wundt que revient l'établissement de la psychologie expérimentale. Il fonde, en 1879, le premier Institut de psychologie, donnant à sa discipline la valeur d'une psychologie de la conduite.

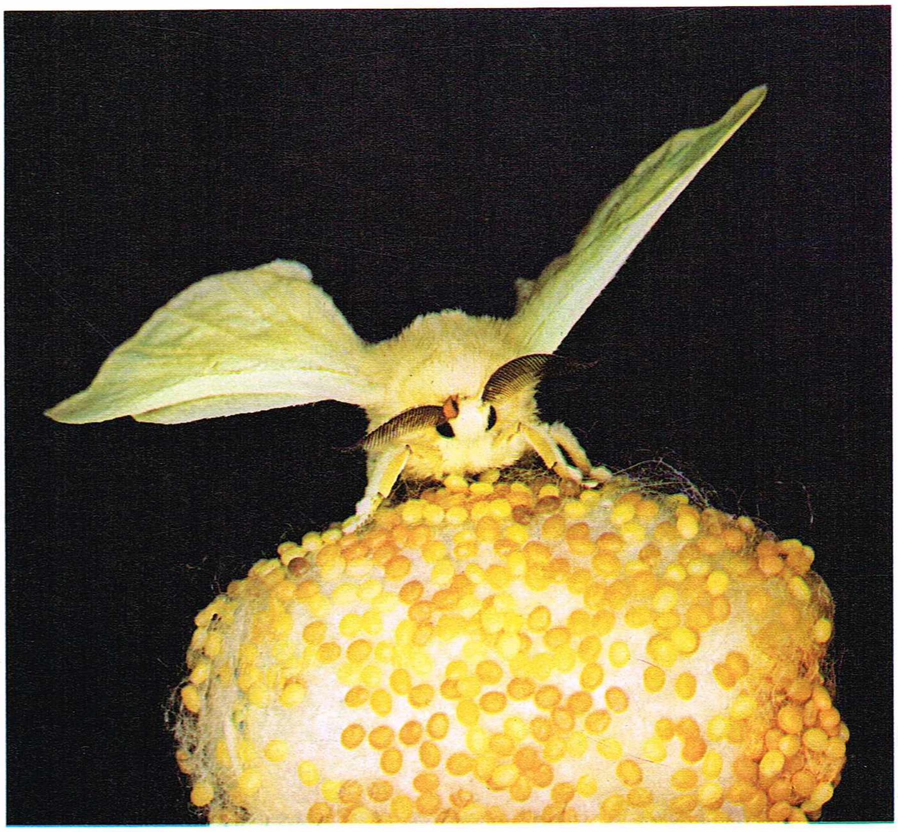
Néanmoins, dans la transposition à l'étude de l'animal d'une telle méthodologie, l'expérimentateur humain subjectivise trop souvent l'environnement, et c'est surtout le sens visuel qui est étudié. Cela comporte un grave danger : celui de laisser croire que l'animal effectue dans le milieu une analyse similaire à la nôtre. Les limites de l'appareillage physique de l'époque ne permettaient pas les généralisations. Mais, surtout, la discontinuité d'analyse de l'environnement introduite par nos divers organes des sens entraîne souvent une fausse discontinuité de l'environnement lui-même. Sa séparation en espaces visuel, auditif, gustatif, olfactif, tactile est un anthropocentrisme. La réalité physique est autre : dans le domaine des vibrations mécaniques, par exemple, on passe insensiblement des vibrations infrasonores (décelables pour partie par le tact) aux ultrasons (que nous ne pouvons analyser) en passant par les vibrations audibles (décelables par l'oreille). La même chose est vraie pour le domaine des sens chimiques, où nos organes olfactifs et gustatifs ne séparent les sensations que parce qu'ils sont morphologiquement distincts et parce qu'ils extraient les informations de milieux fluides différents.

Une telle fragmentation, combinée aux idées préconçues sur l'instinct, ne peut que porter préjudice aux interprétations. Balbiani, par exemple, analyse avec soin le rôle des antennes dans le rapprochement des sexes du papillon *Bombyx mori*. Mais lorsque Fabre élargit ces résultats au grand et au petit paon de nuit, on reste confondu de le voir s'interroger longuement et avec naïveté sur le fait que l'odeur « nauséabonde » de l'arum introduit dans la cage de la femelle du grand paon ne modifie en rien la découverte de cette femelle (qui pourtant n'excite pas les terminaisons olfactives de Fabre !) par le mâle.

Cependant, la psychophysique et la méthodologie de la mesure des capacités sensorielles vont permettre progressivement de mieux approcher les descriptions comparatistes exactes, qui fourniront les bases expérimentales de la théorie de von Uexkull : chaque espèce possède un *Merkwelt* (monde sensible) dont il faut préciser les limites et sur lequel elle agit par l'intermédiaire de son *Wirkwelt* (monde de motricités), l'ensemble formant un *Umwelt* (monde total) définissable et caractéristique de l'espèce.

Un des faits fondamentaux de l'interaction être vivant-milieu, celui de l'orientation sous l'effet des facteurs physiques ou chimiques (lumière, pesanteur, humidité,

▼ **Balbiani** *analyse avec soin le rôle des antennes dans le rapprochement des sexes du papillon de* **Bombyx mori.**



Archives P2

contact, etc.), reçoit ses lois chez les plantes (lois de Candolle, 1832; loi de Sachs, 1887). Loeb, séduit par l'apparente simplicité de ces lois, cherche une généralisation possible au cas des animaux. Utilisant presque uniquement la lumière comme agent excitant et les Insectes comme matériel réagissant, il formule divers principes qui lui paraissent régler le problème de la position des animaux vis-à-vis des facteurs de leur environnement :

— ce positionnement dépendrait de l'action quantitative de l'énergie provenant du milieu extérieur à l'animal;

— la symétrie morphologique, physiologique, chimique des animaux, tant sur le plan sensoriel que sur le plan moteur, déterminerait l'orientation par égalisation des actions de l'environnement sur les récepteurs;

— le rapprochement, l'éloignement et l'orientation précise vis-à-vis d'une source seraient de véritables « mouvements forcés ».

La question des *tropismes* était née. Elle l'était de cette poursuite d'une analyse des mécanismes fondamentaux des comportements; elle s'exprimait en réaction contre les idées vitalistes ou finalistes, et en corollaire de l'extension prise par la théorie réflexologique dans le champ de la physiologie; elle avait, sans doute, le mérite d'inclure pour la première fois dans un schéma général les facteurs responsables du positionnement spatial et de la forme du déplacement des animaux. Bien que Loeb n'eût pas réellement ouvert la recherche d'explications physiologiques, ses travaux y conduisirent : il faudra en effet lier la réception sensorielle aux qualités de la fonction motrice (tonus, coordination) et analyser les variations des facteurs internes propres à l'animal (milieu intérieur circulant, système nerveux central, etc.) qui commandent la régulation de la réponse. Loeb ouvrait ainsi la voie aux machines cybernétiques, aux modèles, bien que sa recherche obsessionnelle de réponses simples et de réactions ouvertes, ne lui permît guère la réussite.

Pour ses opposants (Jennings par exemple), dans la réaction de l'animal au milieu qui l'entoure, l'aspect d'orientation immédiate n'était justement pas le vrai problème. Selon eux, c'était au contraire la réaction adaptative qu'il fallait étudier fondamentalement, car c'est d'elle que dépend en définitive la survie de l'individu, voire de son espèce. Cependant, Jennings étudia des Protozoaires dans des gradients chimiques qu'il produisait dans un milieu liquide, et Loeb étudia des Insectes dans des champs lumineux fortement directifs. Si le premier avait placé ses paramécies dans un champ électrique et le second ses Insectes dans un simple gradient lumineux, vingt ans de querelles stériles auraient pu être évités!

Ces querelles étaient sans doute inévitables dans un monde partagé entre ceux qui poursuivaient l'atome dans la fragmentation de la matière et ceux qui admettaient l'organisme global dans une adaptation au milieu dont ils oubliaient de considérer la lenteur de réalisation.

Pourtant, le transformisme s'impose : une dynamique est née entre les XVIII[e] et XIX[e] siècles. Indépendamment mais non concurremment, Darwin et Wallace la reprennent et l'élargissent à la suite de leurs innombrables observations *in natura*. Les idées d'un foisonnement des formes lorsqu'une espèce animale échappe aux contraintes initiales d'un milieu, d'une nature-sanction, d'une suite temporelle entre le buissonnement morpho-physiologique et son contrôle naturel s'imposent dans la théorie darwinienne, qui se différencie dans ses explications, sinon dans les faits sur lesquels elle se fonde, de la théorie lamarckienne.

La nuit profonde dans laquelle Cuvier, vainqueur de Geoffroy Saint-Hilaire, a fait retomber la pensée transformiste en France, à la suite du triomphe de sa théorie des cataclysmes successifs, la puissance de pénétration de l'idée darwinienne, très vite appuyée par la génétique morganienne, expliquent assez bien comment le transformisme l'emporta sur le créationnisme et le vitalisme. Il fallait être Fabre pour s'acharner, malgré tous les efforts de médiation de L. Dufour, à considérer la théorie transformiste comme une « baudruche » à dégonfler. Il était établi qu'une évolution des conditions géologiques de la Terre s'accompagne d'une évolution des organismes. Cependant, ce sont les moyens de cette évolution qui allaient conduire à des affrontements, dont nous entrevoyons seulement maintenant à peine l'issue.

▶ Page ci-contre, représentation graphique des grands courants de pensée qui, depuis les Anciens, ont conduit à l'éthologie évolutionniste moderne. A droite du graphique, sont indiquées les œuvres les plus marquantes de ce cheminement.

Sur la lancée du triomphe du transformisme, Galton, appliquant le darwinisme à l'homme, opposa pour la première fois *nature* et *nurture* (hérédité et environnement); il introduisit la statistique dans l'analyse psychologique, étudia le premier comparativement les jumeaux vrais, fonda l'eugénique (1883), inventa les tests d'intelligence et établit la méthode des questionnaires en psychologie.

Le XX[e] siècle

Quelle que soit la place que l'on concède au milieu dans les processus évolutifs, on ne peut plus nier son importance. Il pénètre dans l'animal au niveau des organes des sens; l'animal s'y dirige, y exprime ses comportements alimentaires, sexuels ou autres. Au tournant du siècle, on découvre l'idée d'un lien de succession temporelle entre la manifestation d'un événement physicochimique du milieu et la manifestation objective d'un comportement. La motricité devient une *réponse* aux actions du milieu *stimulant*. Le lien S → R se conceptualise et les causalités s'ébauchent.

Mast se fait le champion de l'idée d'une liaison entre les excitations visuelles et le tonus musculaire : les dissymétries d'éclairement provoqueraient une dissymétrie tonique expliquant à elle seule les mouvements tournants des Insectes dans des plages lumineuses.

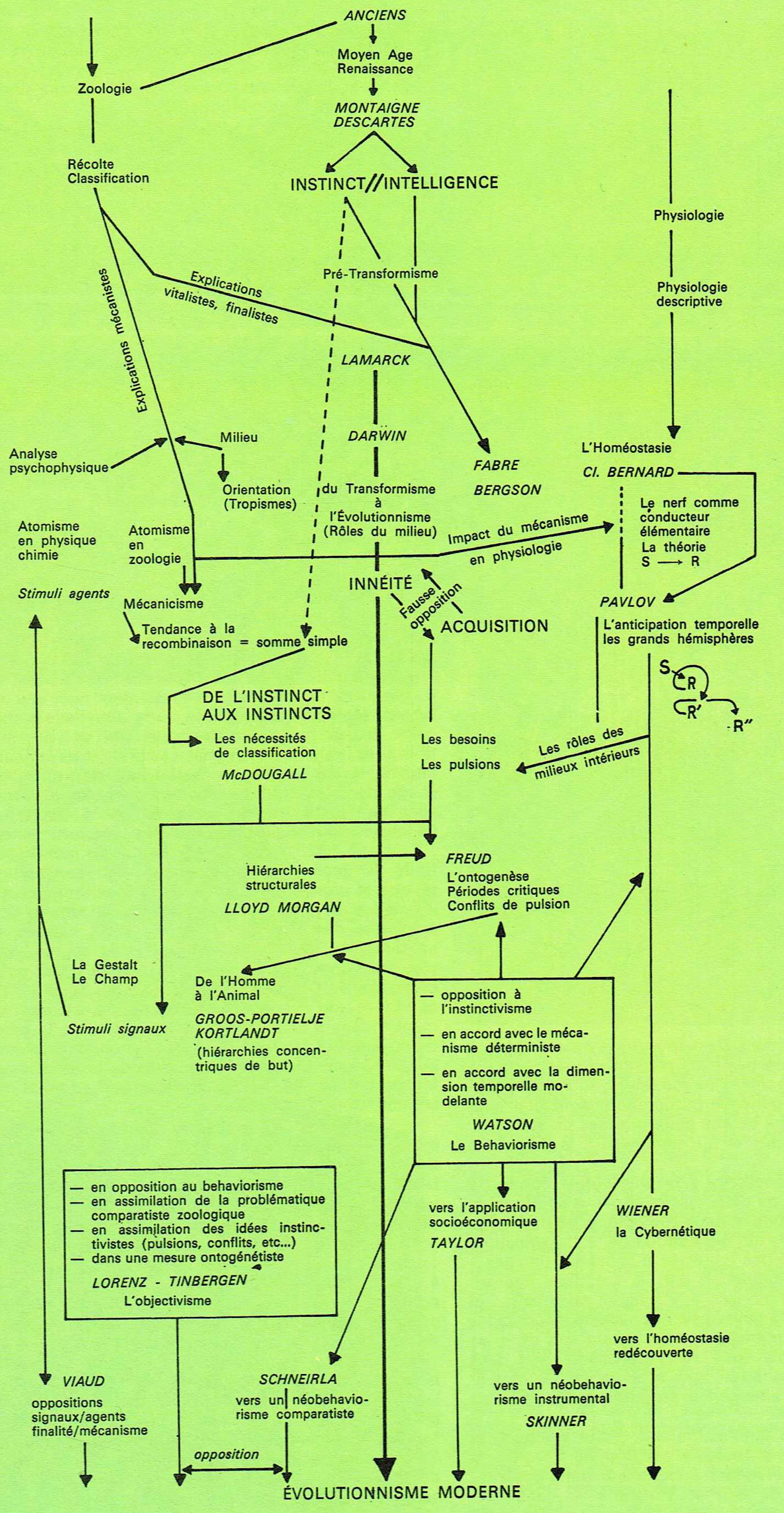
Rabaud, s'appuyant sur ses propres travaux et sur ceux de Pictet, élargit cette notion de réponse tonique à d'autres excitations que les visuelles; il se vante de ranger les Insectes dans une série continue de ce point de vue, sur les critères combinés de taille de l'œil et d'importance relative de la musculature locomotrice. Des possibilités de suppléances sensorielles sont alors souvent évoquées.

Cependant, plusieurs faits exigent une explication : les tropismes lœbiens connaissent de nombreuses exceptions; sous l'impulsion de von Buddenbrock, une idée de régulation s'impose même dans ces mouvements; les auteurs s'affrontent à propos du sens de la réaction tropistique, certains considérant que les tropismes négatifs relèvent des mêmes explications au sens près que les tropismes positifs, d'autres que les premiers sont des réactions régulatrices et les seconds des automatismes. Tous ces faits ouvrent la voie à des expériences nouvelles dans leur forme et dans leur esprit, comme celles qui tentent de lier le type de réaction de l'animal à son fonctionnement interne : Mast montre qu'en manipulant un papillon, on peut transformer sa réponse positive en réponse négative. Woodsedalek établit que les dermestes sont photonégatifs à l'état larvaire mais photopositifs lorsqu'ils sont accouplés et qu'ils ont pondu. Bethe, en 1897, avait par ailleurs déjà montré qu'on pouvait abolir la photonégativité de l'hydrophile en opérant une section médiane de son cerveau. Matula, en enlevant diverses parties des ganglions cérébroïdes de larves d'*Aeschmes*, transforma leur comportement.

Ainsi, les auteurs du début du XX[e] siècle prennent l'habitude d'interpréter le comportement comme la résultante d'une série d'actions complexes dans lesquelles les milieux extérieur et intérieur de l'animal combinent leurs effets. Malheureusement, le mécanisme domine et cette combinaison apparaît trop souvent comme dérisoirement schématique. Ainsi, Rabaud, évoquant des successions linéaires de complication entre les réflexes élémentaires et les instincts, fourvoie les explications.

Le mécanisme est toujours en lutte contre le vitalisme : les exemples de Fabre, réétudiés par Peckham ou Picard, conduisent à des interprétations opposées. Pour ces auteurs, la piqûre paralysatrice des Hyménoptères sphégiens est une somme de réflexes qui dépendent fondamentalement des réactions de la proie et qui ne sont jamais « admirables de précision ». Ces mêmes prédateurs, observés par Marchal, lèchent les liquides qui sourdent de la proie en fonction de réflexes alimentaires et non en fonction d'un quelconque intérêt de la progéniture.

Dans cette lutte, on observe souvent des outrances, mais même Rabaud finit par accepter les modulations que peut imposer un milieu intérieur aux réponses développées par l'animal aux stimuli venant du milieu de vie : « Tout mouvement d'un animal est la résultante de deux éléments de valeur équivalente. Chacun d'eux possède des propriétés définies qui ne se manifestent



⟶ Discours de la méthode
Descartes 1637

⟶ Essay on human understanding
Locke 1690

⟶ Mémoires pour servir à l'Histoire Naturelle des Insectes
Réaumur 1732-1789

⟶ L'homme machine
La Mettrie 1748

⟶ Histoire naturelle
Buffon 1749-1789

⟶ Traité des sensations
Condillac 1754

⟶ Rapports du physique et du moral chez l'homme
Cabanis 1802

⟶ Philosophie zoologique
Lamarck 1809

⟶ Psychologie als Wissenschaft neu gegründet auf Erfahrung Metaphysik und Mathematik
Herbert 1824-1825

⟶ De l'origine des espèces par la sélection naturelle
Darwin 1859

⟶ Elemente der Psychophysik
Fechner 1860

⟶ Introduction à la médecine expérimentale
Cl. Bernard 1865

⟶ Chronophotographie
Marey 1882

⟶ Éléments de psychologie physiologique (Trad.)
Wundt 1886 (éd. all. 1873-1874)

⟶ Principles of psychology
W. James 1890

⟶ Conférence sur l'activité des principales glandes digestives
Pavlov 1897

⟶ Traité de psychologie
Ebbinghaus 1902

⟶ Étude expérimentale de l'intelligence
A. Binet 1903

⟶ L'évolution créatrice
Bergson 1907

⟶ Introduction à la psychologie sociale
McDougall 1908

⟶ La psychologie telle que le behavioriste la conçoit
Watson 1913

⟶ Introduction à la psychanalyse
Freud 1916

⟶ Traité de psychologie
G. Dumas 1924

⟶ Inhibition, symptômes et angoisse
Freud 1926

⟶ Leçons sur le travail des grands hémisphères cérébraux
Pavlov 1927

⟶ Premier électroencéphalogramme
H. Berger 1929

⟶ Gestalt psychology
Köhler 1929

⟶ Purposive behavior in animals and men
Tolman 1932

⟶ Principles of animal psychology
Maier et Schneirla 1935

⟶ Principles of Gestalt psychology
Koffka 1935

⟶ Les débuts de l'intelligence
P. Janet 1935

⟶ Principes de la psychologie topologique
K. Lewin 1936

⟶ L'intelligence avant le langage
P. Janet

⟶ Psychologie de la forme
Guillaume 1937

⟶ Behavior of organisms
Skinner 1938

⟶ La cybernétique
Wiener 1942

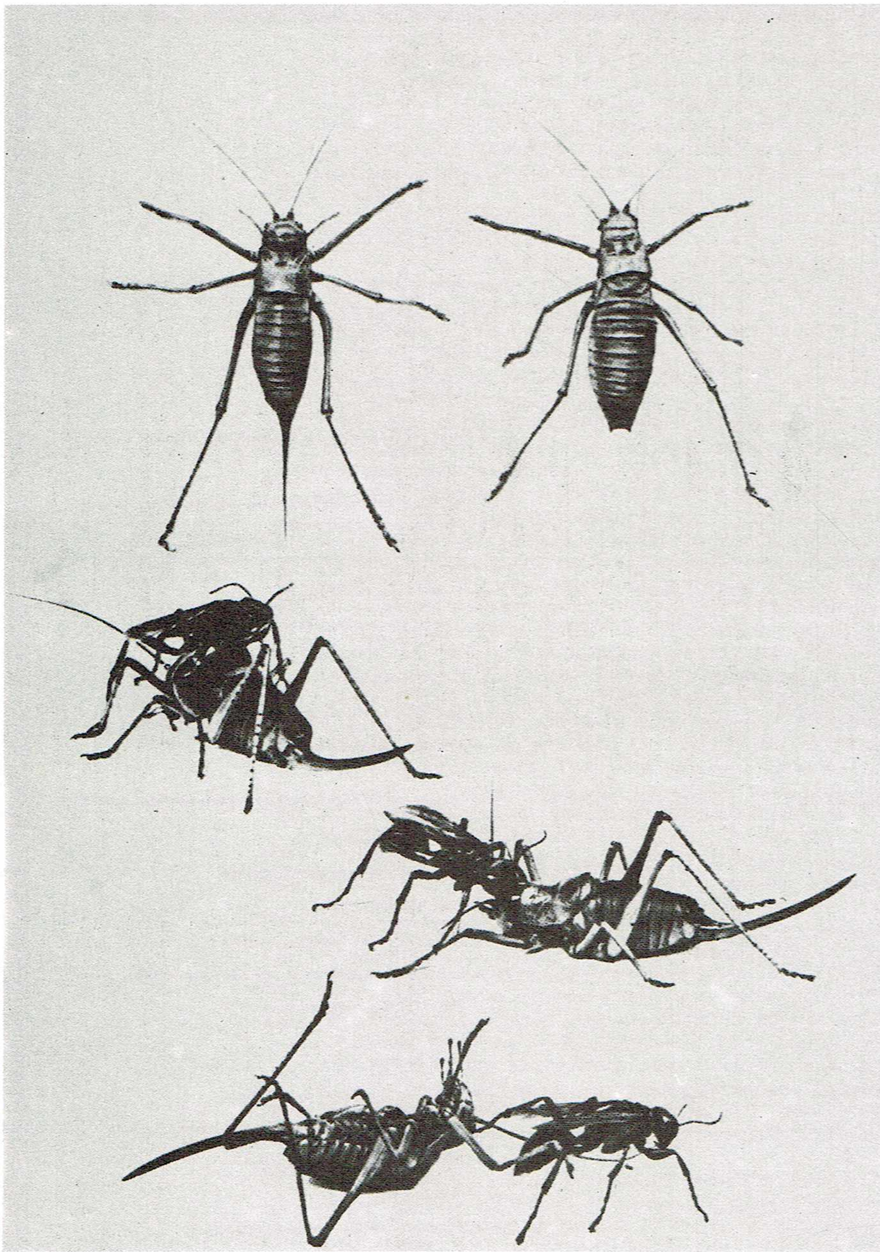
⟶ Principles of behavior
Hull 1943

⟶ La perception de la causalité
Michotte 1946

⟶ The organization of behaviour
Hebb 1949

⟶ L'étude de l'instinct
Tinbergen 1950

⟶ Typologie et pathologie activité nerveuse supérieure
Pavlov 1955



Bibliothèque du Muséum national d'histoire naturelle, Paris

▲ *La piqûre paralysatrice des Hyménoptères Sphégiens (illustration tirée des* Souvenirs entomologiques *de J.-H. Fabre, tome I, Delagrave, 1925) n'est pas « admirable de précision » (Fabre); elle n'est pas non plus une somme simple de réflexes élémentaires (Ferton).*

pas toutes simultanément. De même que le milieu extérieur varie, l'animal traverse des états physiologiques normaux ou accidentels, temporaires ou durables : de toute nécessité, l'interprétation générale du comportement doit tenir compte au même titre de ces deux groupes de variables, inéluctablement fondus en un complexe : le complexe organisme-milieu. »

Cette référence nécessaire à la physiologie conduit à examiner les débuts de cette discipline. Tout ce qui vient d'être dit se réfère à une optique zoologique, en particulier à la filiation des idées qui ont conduit de la classification, de la mise en ordre des collectes d'abord « sauvages » à une idée de la modulation par les fonctions internes à l'animal, de ses réponses aux milieux stimulants; et cela en passant par l'analyse psychophysique des organes sensoriels et de la motricité et en voguant soit dans les eaux d'un mécanisme voué au mécanicisme, soit dans celles d'un finalisme aussi peu acceptable. Le moteur de l'ensemble est l'émergence progressive des théories évolutionnistes.

La physiologie ne peut naître que d'une zoologie, et particulièrement d'une zoologie anatomique fine. Il y a loin de la « gelée » qui remplit la boîte crânienne observée par les chercheurs de la Renaissance à la machinerie cérébrale complexe décrite pas à pas grâce à des chercheurs du XIXe siècle, dont un des plus remarquables est Ramon y Cajal. La physiologie circulatoire (Harvey) et la physiologie excrétrice (Malpighi) se développent depuis longtemps sur la base de descriptions anatomiques. Mais le coup d'envoi de la science physiologique moderne est certainement donné par Claude Bernard, qui, en forgeant le concept d'*homéostasie* et avec la rigueur de la méthode expérimentale, ouvre toutes grandes les portes de l'avenir... d'un avenir qui ne va cependant pas comprendre d'emblée le parti à tirer de ce concept et de cette méthode.

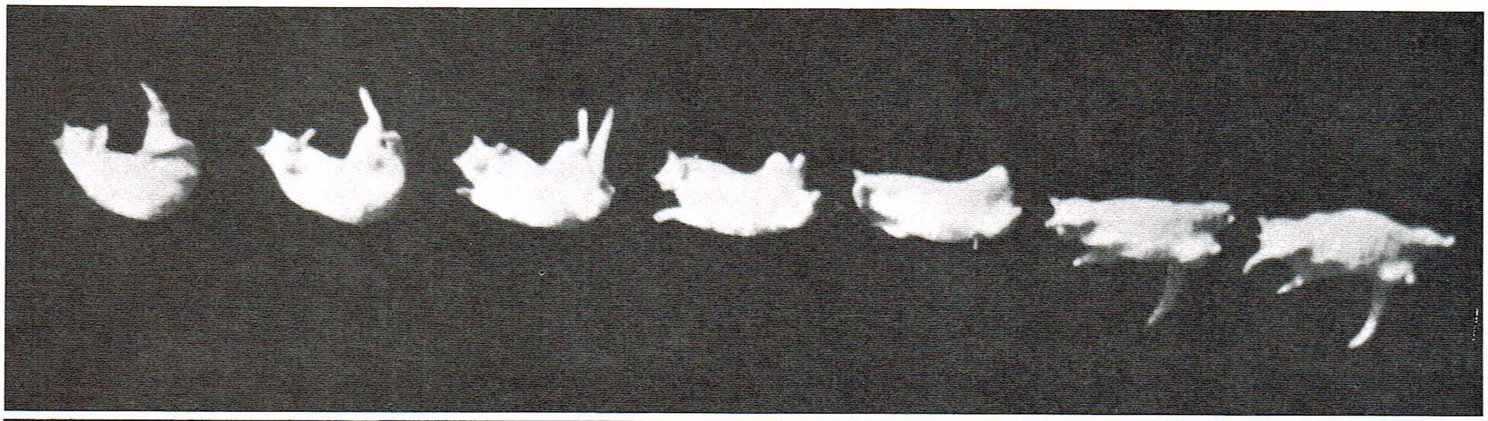
En effet, le nerf est à la mode au début du XXe siècle. La psychophysique cherche d'abord à prolonger, à poursuivre sur les longues voies des nerfs moteurs périphériques les propriétés de la conduction, dont on pense bien qu'elle est un des éléments interposés entre S et R. Et les idées mécanistes aidant, on cherche à décrire, à mesurer, des caractéristiques élémentaires : rhéobase, chronaxie, etc. C'est l'apogée de Lapicque; mais la physiologie, elle, ne progresse pas et le comportement reste enfermé dans une causalité linéaire S → R. C'est aussi l'apogée de la *réflexologie* qui se développe comme une systématique zoologique : la liste des réflexes simples descriptibles s'allonge. Les Moro, les Babinsky... sont légion, qui transforment l'organisme dans le milieu en un véritable puzzle réflexologique et pensent que la description de l'ensemble des éléments du puzzle permettra de reconstituer le comportement.

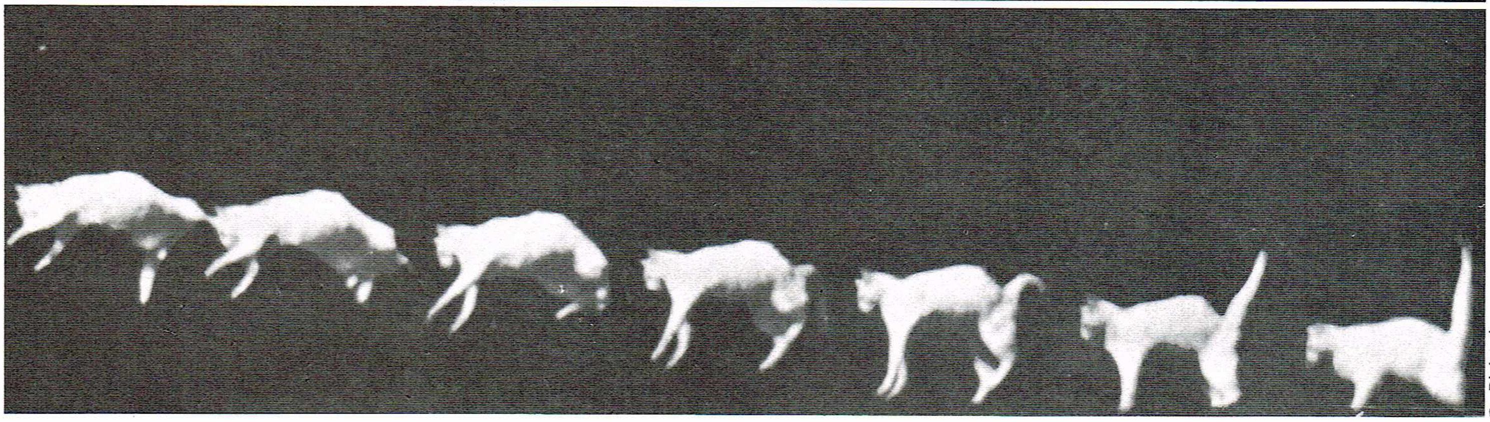
Fort heureusement, en ce début de siècle, trois événements indépendants, mais souvent en corrélation avec des progrès techniques indéniables, vont se produire.

— Dans les mains de Marey, le cinématographe devient instrument d'analyse. On a peu ajouté depuis à sa description du retournement du chat en chute libre. L'œil humain, s'il saisissait là un fait, ne pouvait saisir les enchaînements temporels qui placent en corrélation successive les déplacements de la tête, des segments antérieurs, puis des segments postérieurs du tronc. Il est nécessaire d'introduire dans la reconstruction des comportements à partir de leurs éléments non pas une dimension de hasard de recombinaisons mosaïques, mais une dimension de régularité séquentielle, sans laquelle le comportement disparaîtrait ou n'atteindrait pas une fin compatible avec la survie de l'animal. Les progrès de la technique cinématographique, la nécessaire inclusion du magnétoscope dans les études modernes d'éthologie descriptive sont une justification *a posteriori* de l'importance de l'analyse séquentielle objective des comportements.

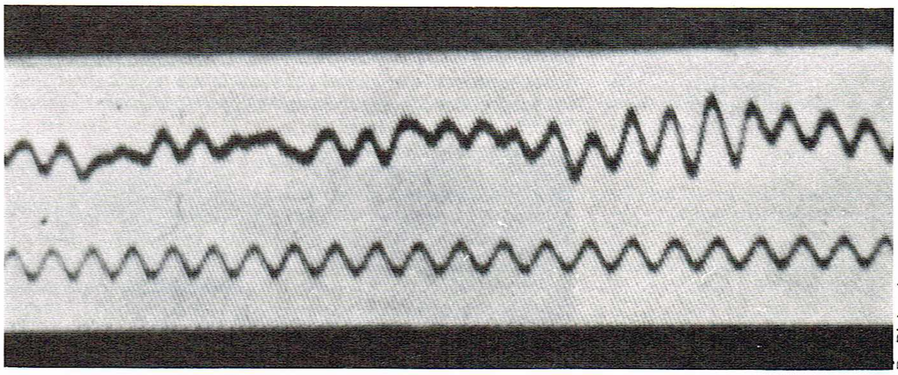
— En 1929, Hans Berger fournit au monde scientifique le premier enregistrement électroencéphalographique et prouve ainsi la réalité du fonctionnement de la « gelée » qu'au Moyen Age on voyait remplir la boîte crânienne des Vertébrés. Certes, toutes les recherches anatomiques du XIXe siècle que nous avons évoquées plus haut avaient déjà fourni la preuve de la structure complexe de l'encéphale; mais les travaux de H. Berger apportent une confirmation éclatante de son fonctionnement, même s'ils n'atteignent pas d'emblée la précision de mesure qui est la règle pour les conducteurs nerveux périphériques. Là aussi, les progrès de la technique sont fondamentaux. Là aussi, la valeur des premiers succès est confirmée à notre époque.

— Il faut enfin évoquer les découvertes d'Ivan Pavlov, chercheur qui est parfaitement rompu à toute la dynamique physiologique du tube digestif des Mammifères quand il entre d'emblée au plus haut niveau parmi les comportementalistes. Connaissant bien les fonctions digestives, sachant pratiquer les opérations nécessaires pour recueillir les sucs, possédant la méthodologie expérimentale et mécaniste matérialiste, Pavlov profite à la fois des apports théoriques ou méthodologiques des contemporains de Claude Bernard et des implications causales développées par la théorie S → R. Il est frappé de voir se modifier les sécrétions digestives de ses chiens (les sécrétions salivaires en particulier) au cours des répétitions de situations stimulantes ou en fonction de la manifestation régulière de faits dans l'environnement, pourvu que ceux-ci se présentent un certain nombre de fois en association temporelle avec l'excitant choisi. Pavlov comprend et utilise l'anticipation temporelle qui conduit le chien à saliver à la seule vue de l'arrivée de son soigneur habituel. C'est une véritable révolution dont on n'a jugé l'importance réelle que plus de 30 ans après. En effet, nous voyons là s'animer réellement le comportement, nous voyons s'établir et se prouver l'idée que les





D. Richard



D. Richard



Collection Viollet

réponses d'ordre moteur végétatif (mouvements, sécrétions) ont également une grande importance; nous voyons aussi s'établir l'idée qu'une réponse n'est pas limitée à ses effets immédiats dans l'environnement qui l'a produite, mais comprend également des effets à plus ou moins long terme sur d'autres réponses, qu'elles soient de même type ou d'un autre type. Le mécanisme physiologique français ne comprend pas toute l'ampleur de la découverte pavlovienne : pendant cinquante ans, malgré les efforts de Piéron, les traités français de physiologie, enfermés dans leur fausse conception réflexologique, vont soit ignorer, soit traiter trop succinctement ce qu'ils nomment le « réflexe conditionnel » (fausse dénomination de ce qui est vraiment une réaction, un comportement intégré).

Le mérite de Pavlov ne s'arrête pas à cette première étape explicative. Ayant maintenant démontré que le lien S → R est en réalité un lien S → R → R′ → R″, il se préoccupe de rechercher l'étage nerveux auquel on peut attribuer entre S et R ces propriétés de fermeture, de mobilité; tout naturellement, il se tourne vers les « grands hémisphères », vers le cortex. Il analyse leur rôle possible dans tous les processus dynamiques de liaison conditionnelle, d'inhibition, d'excitation, d'irradiation, etc., et il dresse le premier, avec fougue, un tableau des plus convaincants. Ce tableau sera repris et complété (en particulier par les interactions dynamiques cortex/sous-

▲ ◀ ***Au début du XX*ᵉ *siècle, trois événements indépendants, mais en corrélation avec le progrès des techniques, vont contribuer à celui des idées sur le comportement et ses déterminismes : Marey filme et décrit des mouvements dont la cinétique n'apparaît pas à l'œil nu (en haut, retournement du chat en chute libre); Hans Berger fournit au monde scientifique le premier enregistrement électroencéphalographique (en bas, repris de Neurophysiology); Pavlov (ci-contre) découvre des mécanismes physiologiques dont l'importance ne sera comprise que 30 ans plus tard.***

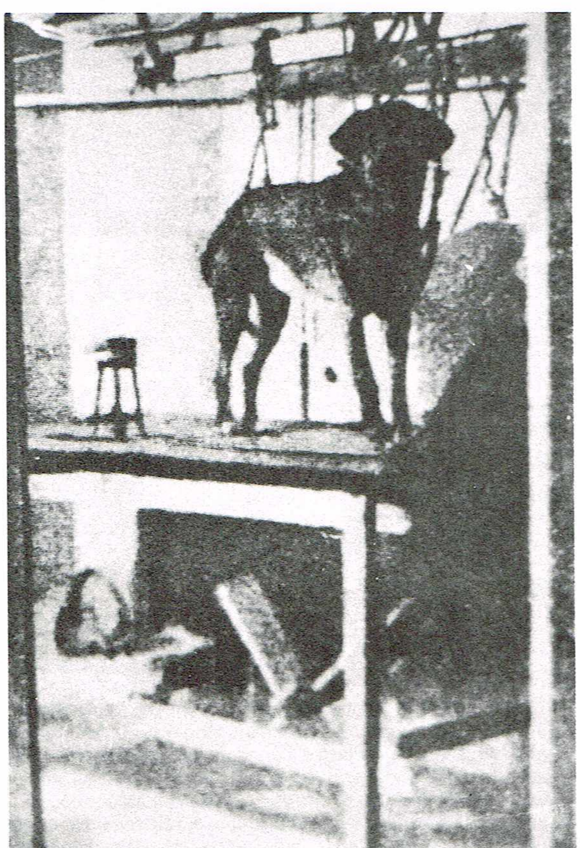


Ostman - G. Rönn

▲ ***La* naissance *reste un* moment *particulier où paraît débuter la vie comportementale de l'individu.***

cortex) par Fessard et son école, entre autres, qui tireront parti de l'évolution des techniques dont Berger fut le pionnier.

Dans la ligne continue d'un évolutionnisme triomphant, le monde scientifique se trouvait, vers 1920, engagé profondément dans une voie d'analyse zoologique des comportements où le mécanisme (voire le mécanicisme) imposait une option quelque peu schématique comme il l'avait imposée dans la voie physiologique, éclipsant la dynamique bernardienne, laquelle resurgit au plus haut niveau d'intégration nerveuse avec Pavlov.



▶ **Le chien de Pavlov** ***dans son harnais (repris de Pavlov).***

D. Richard

Qu'en est-il de l'interprétation globale finalisée des comportements ? Les psychologues ont cherché, à la fin du XIXe siècle et au début du XXe siècle, à dépasser les idées peu précises de leurs précurseurs philosophes.

La psychophysique de Fechner avait été une « théorie exacte des rapports entre l'âme et le corps et, d'une manière générale, entre le monde physique et le monde psychique ». Quant à Wundt, il avait donné ses lettres de noblesse à une psychologie du contenu, expérimentale, empiriste, technique et scientifique. Cependant, à la fin du XIXe siècle, en face de celle-ci, s'épanouit, en Allemagne même, une autre psychologie : celle de l'acte, qui se réfère à l'activité de l'esprit. La pensée de Brentano, qui anime cette psychologie, se trouve à l'origine de la *phénoménologie*. Pour cette école, c'est l'acte de percevoir un objet et non cet objet lui-même qui est important. Brentano influencera Ward, McDougall, Köhler. Ce dernier distingue : d'un côté, le *phénomène,* donnée des sens et de l'imagination, et de l'autre les *fonctions psychiques* comme percevoir, désirer, vouloir. Les deux sont indépendants, c'est-à-dire que chacun peut varier sans impliquer une variation de l'autre.

En réaction contre l'élémentarisme des psychologues associationnistes, von Ehrenfelds souligne que la perception de l'espace et du temps ne peut résulter d'une combinaison simple d'éléments; une forme peut demeurer quand ses éléments changent de nature, car c'est une activité de l'esprit qui combine les éléments en un tout signifiant *(Gestalt)*. Wertheimer, en mettant en évidence le phénomène *phi,* ajoute sa pierre à la théorie gestaltiste, dont les lois se précisent : lois de l'organisation des formes, principes de relativité et de transposition, isomorphisme des formes physiques et des formes physiologiques, etc. Lewin y ajoutera un peu plus tard la *dynamique du champ*.

Dans le même temps, l'instinct, rapporté à une force interne indéfinie, s'incorpore les subtilités fixistes de Fabre. La référence stérile à un « élan vital » sert de point de départ à Bergson, qui retrouve dans « la vie végétative, la vie instinctive et la vie raisonnable trois directions divergentes d'une activité qui se scinde en grandissant ». L'instinct, comme l'intelligence, est expliqué par des qualités innées : en effet, les classificateurs morphologistes, qui ont cherché les critères spécifiques, ont maintenant présent à la pensée le fait que l'individu perpétuant son espèce a lui-même atteint l'état adulte au travers d'une ontogenèse (que les généticiens décrivent comme déterminée dans l'œuf et que les embryologistes décrivent en stades successifs morphologiques). La naissance reste un point particulier où paraît débuter la vie comportementale de l'individu. Mais ce qui est inné dans l'instinct et ce qui est inné dans l'intelligence se séparent déjà : l'innéité dans l'intelligence est « la connaissance d'une forme, de rapports », alors que dans l'instinct, c'est la « connaissance d'une matière, de choses ». « L'intelligence est capable de chercher sans toujours trouver, alors que l'instinct trouve sans jamais chercher. » (Bergson.) Ces distinctions de vocabulaire n'empêchent pas ce dernier d'évoquer des « franges d'intelligence » dans l'instinct et de ne pas trop séparer les deux courants. Cependant, il considère que l'un est caractéristique des Vertébrés, l'autre des Arthropodes, ce qui revient à les séparer dans les classifications.

Tout cela est verbal. Il n'en reste pas moins que c'est autour de la *référence à un but* que s'oriente maintenant, pour une part, la définition de l'instinct. Ce but, l'animal ne le connaît pas, il y tend sans connaître la relation entre celui-ci et les moyens mis en œuvre pour l'atteindre (Claparède).

D'autres chercheurs mettent l'accent sur un « besoin ». Hachet-Souplet, qui s'intéresse tout particulièrement au comportement de dressage des animaux de cirque *(zoopédie)*, représente bien cette tendance. A la différence de Pavlov, Hachet-Souplet ne conçoit pas une analyse fondée sur la dimension temporelle; il définit l'instinct comme la complication d'un besoin qu'il relie à des sensations affectives et représentatives, ajoutées aux anciens critères d'innéité, de préformation et d'inconscience de but, ce qui lui vaut les foudres de Rabaud.



Tom McHugh - Pitch

▲ **Hachet-Souplet** ***met l'accent sur un*** **« besoin »** ***et s'intéresse tout particulièrement au comportement*** **de dressage des animaux** ***(ici, le dressage d'un éléphant de mer au cirque).***

La référence à des forces non mesurables : besoins, pulsions (on utilisera bientôt les termes de *drive* et de *motivation*), va trouver son couronnement chez l'homme avec la *force hormique* de McDougall ou la *libido* de Freud. Cependant, une autre référence émerge avec le fondateur de la psychanalyse : celle à l'histoire de l'individu.

Que l'on utilise la finalité de but ou des états d'ordre physiologiques, il est difficile de poser les problèmes en termes de causalité. Cependant, l'instinct est devenu une classe de comportement qu'on s'efforce d'étudier en suivant plusieurs voies.

La recherche d'un contenu physiologique, même imprécis, ne pouvait manquer d'attirer l'attention sur des processus comportementaux qui connaissaient un regain d'intérêt au début du siècle : ceux de l'acquisition de nouveaux comportements sous l'influence de la répétition et de l'association. Or, ces phénomènes d'acquisition semblent caractériser tout particulièrement et à un haut niveau l'intelligence humaine (voire certaines « franges d'intelligence » chez l'animal).

On avait opposé intelligence et instinct à travers les modalités d'une « domination » du milieu ; on avait, par ailleurs, réduit l'instinct à une « innéité » pure ; enfin, on constatait que les processus d'acquisition caractérisent le comportement intelligent. Dans ces conditions, il était inévitable qu'on s'engageât dans une opposition verbale entre innéité et acquisition.

L'éthologie s'est embourbée pendant plusieurs décennies dans cette erreur historique. En réalité, ces deux termes ne peuvent s'opposer de manière dialectique. En effet, l'innéité correspond historiquement à une dimension spécifique consacrée par trois siècles de description morphologique d'individus adultes dans un but taxonomique, où tous les critères cherchent à séparer les espèces les unes des autres. Par contre, l'acquisition se réfère à une dimension individuelle, liée à une plasticité révélée au cours de mises en présence répétées de l'animal avec un même milieu. Les deux concepts ne peuvent se comparer ni par la dimension de base, ni par le milieu dans lequel s'expriment ces capacités, ni par la dimension temporelle en cause. Ils peuvent encore moins s'opposer, et l'on comprend mieux la complexité de la phraséologie utilisée par Lorenz dans son pamphlet sur l'inné et l'acquis, publié en 1960.

Revenant aux voies fondamentales de l'analyse de l'instinct, il faut évoquer à nouveau McDougall, qui voit dans l'instinct le lien émotionnel unissant les trois aspects de la vie subjective : « connaître, sentir, tendre vers ». Mais cette définition, jointe à la référence permanente à une introspection, ouvre la porte à ce que nous appellerions aujourd'hui un *feed-back*. Il s'agit au moins d'une notion réciproque : à chaque « émotion » humaine, il devient vite nécessaire de faire correspondre un instinct. La connaissance courante de nos états dans des comportements, comme les comportements alimentaire et sexuel, et la nécessité mécaniste de classer ce qu'on a d'abord nommé conduisent à passer du concept d'*instinct* au concept d'*instincts*. McDougall en a établi une liste (curiosité, affirmation de soi, soumission, recherche de nourriture, accouplement, etc.) que Thorndike et Warren allongeront par la suite.

Bien sûr, il est difficile de traiter sur le même plan des instincts aussi disparates que l' « instinct » d'accouplement (survie de l'espèce, innéité, fixité, transmission génétique, etc.) et l' « instinct » de rire par exemple. Il est également difficile de classer les « instincts » sans introduire des liens de discontinuité. Si McDougall distinguait 13 instincts majeurs et 6 instincts mineurs, nous trouvons, avec Lloyd Morgan, 6 niveaux, le plus haut correspondant à l'instinct de préservation et le plus bas aux réflexes. Les instincts des 2ᵉ, 3ᵉ et 4ᵉ niveaux sont organisés hiérarchiquement et représentent des mécanismes dépendant du niveau supérieur mais commandant le 5ᵉ niveau, lequel s'apparente aux mécanismes moteurs de McDougall.

Le principe d'économie de Lloyd Morgan accentue les discontinuités entre les niveaux puisqu'il pose en nécessité de ne pas référer à un niveau supérieur ce qui peut être expliqué avec le seul recours à un niveau inférieur. Deux autres progrès paraissent fondamentaux :

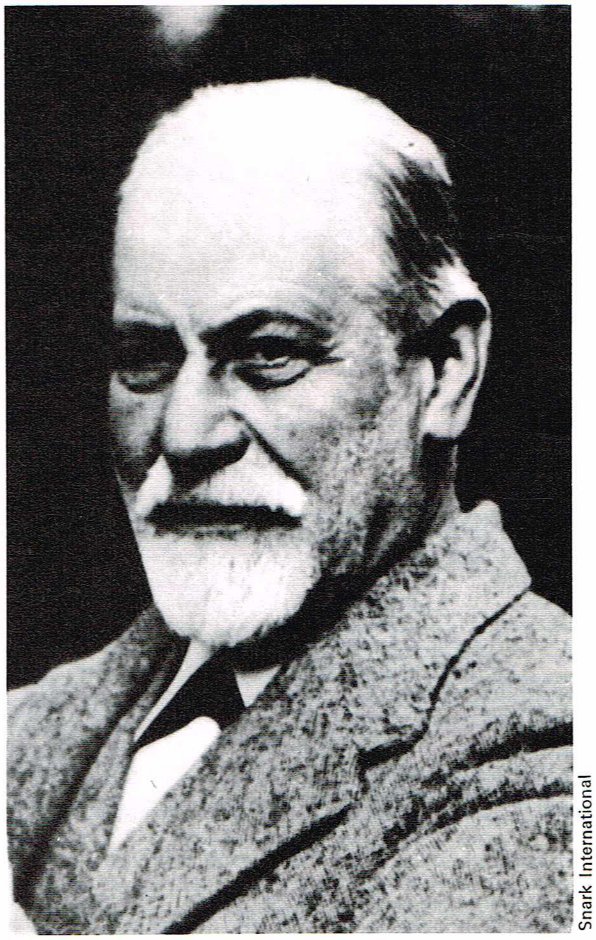
— *Les travaux de l'école de la Gestalt* se présentent comme une antithèse et un défi lancé au mécanisme. Pour ce courant, les globalités peuvent laisser émerger des propriétés non référables à leurs parties ou à l'accumulation de ces parties. Les globalités prennent alors valeur de configurations prégnantes sans qu'il soit nécessaire d'étudier leur constitution en éléments. C'est à ce courant de pensée qu'il faut rattacher l'idée que l'animal peut, dans son milieu, appréhender des globalités stimulantes qui ont une valeur organisatrice sur les comportements : des *stimuli signifiants*. Cette idée est une sorte de révolte conceptuelle, et tout de suite vient

▶ **Freud**, *connaissant les problèmes et les concepts de la psychologie ainsi que les données de la neurologie et sachant que tout individu porte en lui une histoire, se passionne pour ceux que la société de son époque déclare « pathologiques » psychologiquement parlant.*

à l'esprit que ces configurations doivent être opposées aux stimuli en jeu dans les tropismes lœbiens, les *stimuli-agents*. Viaud, dans les années 1940 à 1960, sera un défenseur de cette théorie qui, elle aussi, s'éloigne d'une conception synthétique des comportements.

— L'autre progrès intervient avec *les travaux de Freud*. Celui-ci, connaissant les problèmes et les concepts de la psychologie ainsi que les données de la neurologie, sachant que tout individu porte en lui une histoire, se passionne pour ceux que la société de son époque déclare « pathologiques » psychologiquement parlant. Il va s'emparer de l'ensemble de ces notions et découvrir leur fil rouge dans l'ontogenèse. Partant des hiérarchies fixistes d'instincts classés par des philosophes taxonomistes, il va transposer ces hiérarchies dans une dynamique ontogénétique. Par cela même, il les distord, tout en conservant les suprématies. Aux discontinuités de concepts, il superpose les discontinuités temporelles du développement et s'engage dans la description d'une série ontogénétique de stades : oral, anal, phallique, etc. Malheureusement, on projettera la problématique classificatrice fermée sur ces stades, qui deviendront ainsi très vite des périodes fixes caractéristiques d'un âge.

Cependant Freud cherche sinon un retour, du moins la représentation de ce retour. Il la trouve dans la situation verbale établie entre le patient et lui, retranchés (sinon exclus) tous deux de la société. Un tel retour effectué uniquement dans l'abstraction risque d'être insuffisant pour compenser des variantes importantes de la construction individuelle, et la méthode a des limites. Un dernier élément de la problématique freudienne qui la distancie irrémédiablement des mécanistes est l'idée de conflits établis entre les pulsions, voire entre les instincts. Ces conflits portent un nouveau coup à la conception hiérarchique, trop rigide, et permettent d'ouvrir la porte à de nombreux amendements à la linéarité des anciennes représentations.



Snark International

Nantis de toutes ces idées, exprimées ou en gestation, des psychologues des animaux, comme Groos et Portielje, vont introduire la notion de hiérarchie dans leur domaine ; en même temps, ils souligneront l'importance d'une différenciation entre *drive* et *émotion* et utiliseront les concepts de *précision* et de *diversification de but réel*. L'ensemble s'applique à l'organisation du comportement au cours de l'ontogenèse et de la maturation. Les travaux de Portielje sur les singes anthropoïdes servent de base conceptuelle à son élève Kortlandt, qui interprète le comportement des cormorans dans un triple système de structuration hiérarchique des instincts : une hiérarchie de drives (appétits), une hiérarchie de décharge de dispositions, de propensions, et enfin, en parallèle avec la première, mais sans lien avec la seconde, un système d'émotions représentant les corrélats subjectifs des comportements activés.

Cette organisation s'inscrit schématiquement dans des cercles concentriques *(concentric purposiveness)* en fonction de buts définis comme la réalisation d'une activité spécifique *(activité consommatoire)* en présence d'un stimulus, lui-même spécifique *(stimulus consommatoire)*. Dans une telle conception, chaque activité joue à son niveau un *rôle consommatoire,* mais prépare l'expression d'une activité de plus haut niveau (*rôle instrumental* vis-à-vis de cette dernière). Il s'agit là d'une nouvelle manière d'aborder l'échelle spatio-temporelle d'organisation des divers degrés reconnus dans l'expression d'un comportement.

Deux remarques s'imposent encore avant de préciser les modalités de la naissance des deux courants éthologiques qui vont s'affronter avec fougue vers 1950 : le *behaviorisme* et l'*objectivisme*.

Depuis les travaux de Réaumur, poursuivis par ceux des Huber, de Forel et de bien d'autres, le « milieu social » a pris une place de choix comme milieu particulier d'interactions individuelles et évolutives. Mais souvent les assimilations des animaux à l'homme ont été trop rapides : par exemple, il est impossible de voir dans les Insectes sociaux la préfiguration des sociétés humaines du futur. Cependant, entre 1920 et 1930, deux faits fondamentaux ont été compris dans leur forme, sinon dans toute leur dynamique. Il s'agit :

— de la *trophallaxie* (ou échange complexe de signaux tactiles, chimiques ou autres, entre deux ou plusieurs Insectes), bien décrite par Wheeler ;



J.P. Richard

▶ **Kortlandt** *interprète le comportement des cormorans dans un triple système de* **structuration hiérarchique des instincts.**

— de l'*intégration permanente des facteurs abiotiques et des facteurs internes* de réglage de la population d'une fourmilière (ponte de la reine, activité des ouvrières, présence et activité du couvain, etc.), bien analysée par Schneirla.

Ce dernier auteur organise le traité qu'il publie avec Maier en 1935 *(Principles of Animal Psychology)* autour d'une idée qu'il explicitera ensuite de mieux en mieux : celle des *niveaux (levels)*. Il est possible de considérer cette conception comme une première tentative d'analyse synthétique des comportements dans le règne animal. En effet, Schneirla s'efforce de dépasser les oppositions simplistes instinct/intelligence ou animal/homme et de s'orienter vers une étude des capacités d'interactions de chaque espèce avec le milieu dans lequel elle vit; si l'on ajoute à cela les variations des rapports organisme/milieu au cours de l'ontogenèse, on s'achemine vers une conception dans laquelle disparaît l'idée même d'une séparation des espèces fondée sur leurs capacités respectives de « dominer » le milieu. Il devient évident que tout individu ou toute espèce qui n'entretient pas de rapports dynamiques homéostasiques avec son environnement disparaît; le concept de niveau est posé davantage en termes évolutifs de complexité de comportement, un peu à la manière dont se pose en termes de complexité progressive l'évolution morphologique. Dans ce cadre, l'homme ne s'oppose plus aux animaux (encore moins à l'Animal), mais chaque espèce représente un maillon important de la phylogenèse, et les niveaux successifs se trouvent en assimilation progressive. Comme Schneirla le souligne souvent, le concept d'instinct se vide de sens.

Une étude schématique de l'évolution des travaux en Europe et aux États-Unis permet de constater, dans les quinze premières années du XXe siècle, un certain partage des idées évoquées ci-dessus. Ainsi, l'Europe centrale est sans conteste le domaine d'une psychologie globaliste, instinctiviste, introspectionniste, qui se refuse à l'analyse mécaniste pour rechercher au travers de leurs finalités les valeurs des comportements. Fondamentalement innéiste, elle met en avant pour caractériser l'instinct les critères suivants : universalité, apparition précoce, apparition chez les individus isolés, absence apparente d'expérience.

C'est, dans une certaine mesure, la position de divers Français et Américains. Cependant, pour la plupart des instinctivistes anglo-saxons, le mécanisme a produit des séductions, dont le plus clair des résultats est représenté par la classification (d'abord simple juxtaposition, puis hiérarchisation) des instincts.

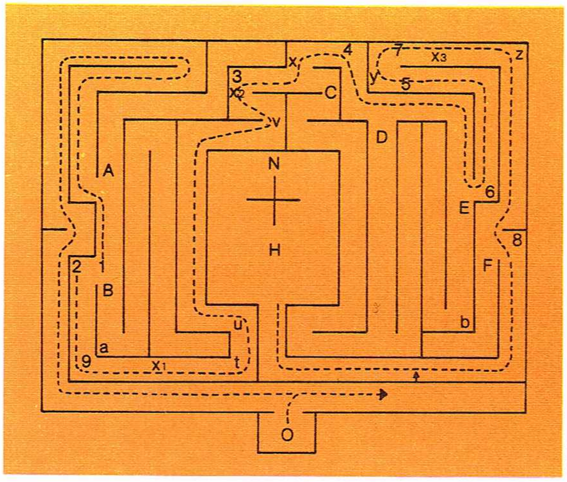
● **Le behaviorisme**

En réaction totale contre la psychologie subjectiviste, les idées de Watson s'opposent à la distinction dogmatique entre l'inné et l'acquis et à la caractérisation de l'instinct évoquée ci-dessus. En créant l'école behavioriste, ce chercheur se donne pour objet l'analyse expérimentale des acquisitions individuelles possibles (Pavlov est à ce titre un des premiers behavioristes, un behavioriste antérieur à Watson) ; il pose le problème des effets du passé de l'animal sur un comportement donné, en mettant l'accent à la fois sur les conséquences d'une répétition de ce comportement et sur l'état physiologique supportant ces conséquences. Il y a là un net progrès et probablement un essai sérieux d'analyse de conséquences temporelles d'une action du milieu. Bien entendu, il ne s'agit pas au début d'héritabilité de ces conséquences temporelles. A ce sujet, si les expériences « lamarckiennes » naïves (pour ne pas dire plus) de divers auteurs ne prouvent rien de ce qu'elles veulent prouver, elles ne prouvent pas non plus le contraire.

L'école behavioriste américaine cherche de plus en plus à préciser les modalités temporelles du changement d'un comportement locomoteur exprimant une motricité squelettique plus ou moins complexe ; pour se donner une dimension expérimentale valable, on en vient à trouver les moyens réels du travail en laboratoire. Au même moment où Pavlov se fait créer, par décret spécial de Lénine, les laboratoires de Soutchi où s'édifieront des tours du silence dans lesquelles les animaux se trouveront en situation totalement artificielle, les disciples de Watson introduisent en laboratoire, en modèle réduit bien entendu, le labyrinthe de Hampton Court, origine d'une nombreuse génération de dispositifs expérimentaux, tous plus ingénieux les uns que les autres. Ceux-ci servent à préciser non plus seulement les modalités de l'incorporation du temps aux comportements, mais aussi les facteurs sensoriels impliqués dans cette incorporation (à quelque sensibilité qu'ils appartiennent) ainsi que les facteurs physiologiques internes sous-tendant les états de l'animal, régulateurs de l'intensité ou de la forme de ses comportements. Comme on a réduit à des dimensions propres à l'expérimentation le labyrinthe, on cherche à trouver l'animal de laboratoire le plus adéquat (placidité relative, facilité d'élevage, facilité de mise en mouvement, petite taille) de la même manière que Morgan introduisait la drosophile dans les recherches en génétique. On découvre, on élève, on multiplie ainsi le rat blanc, cet albinos, lointain cousin du surmulot. Une infinie quantité de travaux, de résultats concordants ou contradictoires, de lois plus ou moins sophistiquées, sort de cette conjonction labyrinthe/rat blanc qui domine les années 1920-1935. Si tout n'est pas à rejeter, loin de là, un sérieux élagage est nécessaire. Ce sont les voies du passage du behaviorisme au *néobehaviorisme* qui s'en chargeront.

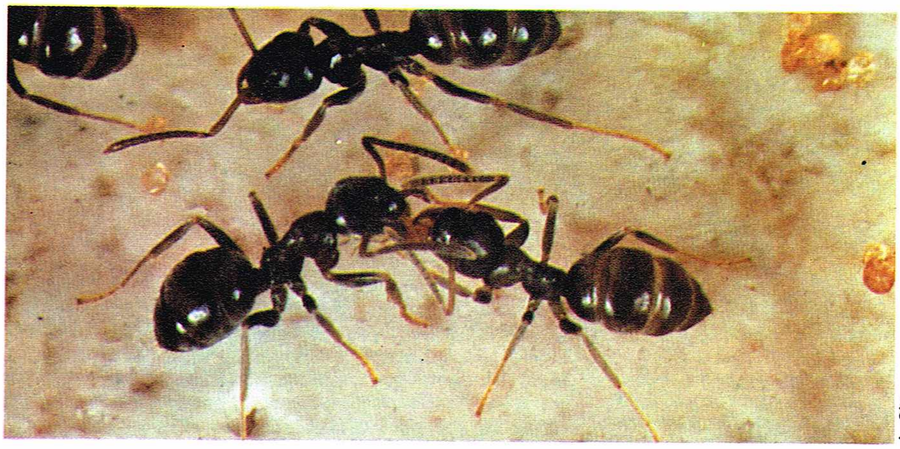
Avant de dégager deux voies particulièrement fécondes, il est nécessaire de souligner qu'un behaviorisme américain, préoccupé de connaître, de décrire et d'analyser les processus par lesquels un comportement moteur squelettique se transforme (au cours de sa répétition provoquée par un stimulus défini), ne pouvait manquer d'être immédiatement connu, propagé, et utilisé à des fins industrielles. C'est, en effet, l'époque d'un passage à une productivité accrue dans une économie totalement dépendante des individus tout en tendant vers une mécanisation à outrance. Quand Watson fonde le behaviorisme, les chaînes de production de la métallurgie ne sont pas loin. Le taylorisme représente l'adaptation schématique de cette théorie à l'homme engagé dans un système socio-économique de production industrielle. Les excès de cette application furent dégagés avec lucidité dans les satires de Charlie Chaplin.

Par malheur pour le behaviorisme, certains se fondent sur la critique de cet aspect totalement négatif (ou presque) pour rejeter bien d'autres apports de la théorie.



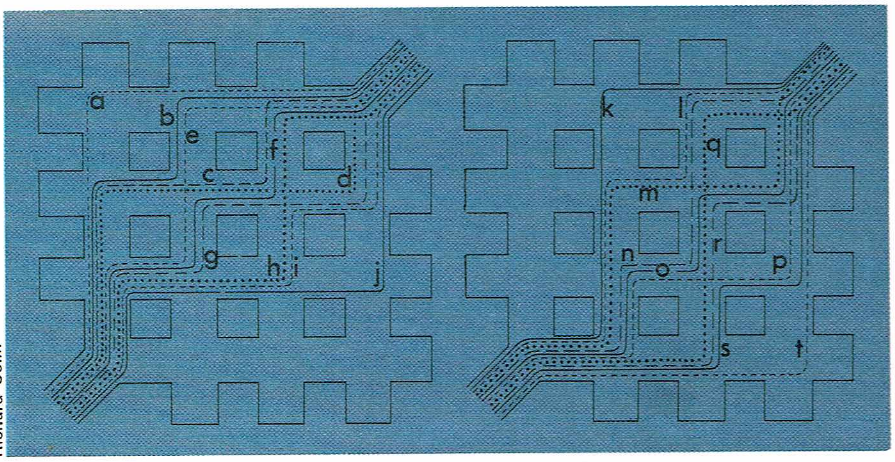
Richard Colin

◄ *A l'origine d'une nombreuse génération de dispositifs expérimentaux,* **le labyrinthe de Hampton Court** *utilisé par* **Small et Watson** *: O, entrée; H, pièce d'alimentation; A, B, C, D, E, F, allées sans issue (d'après* **Watson**, *1907).*

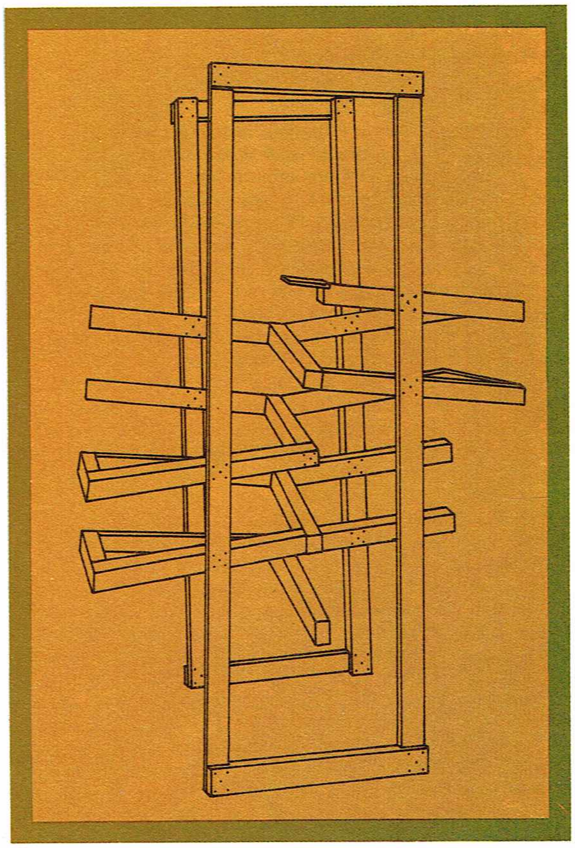


J. Six

▲ *Le phénomène de trophallaxie, ici entre fourmis brunes* (**Lasius niger**), *fut décrit par* **Wheeler** *et constitua un fait fondamental entre 1920 et 1930 dans l'étude du « milieu social » comme milieu particulier d'interactions individuelles et évolutives.*



Richard Colin



Richard Colin

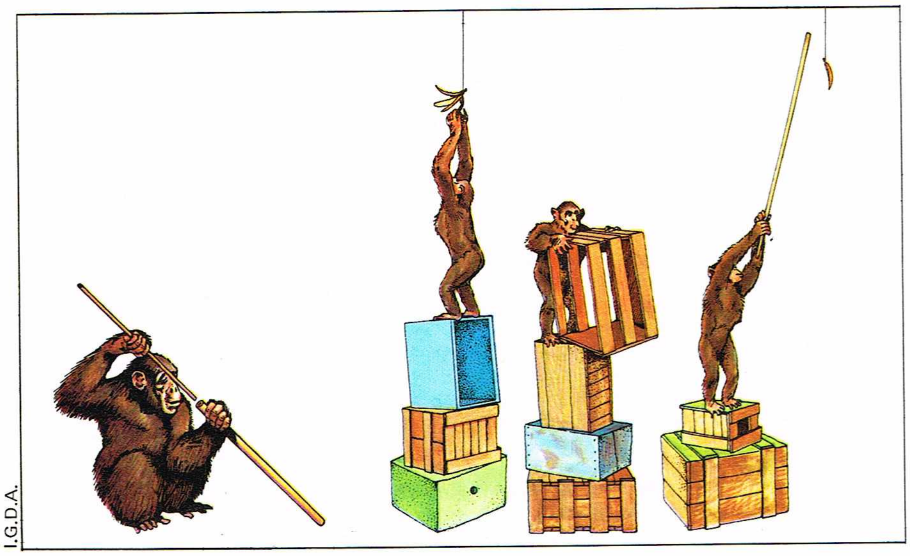
▲ ▶ *Une des* voies d'apport du behaviorisme *sera notamment celle qui multiplie les* systèmes expérimentaux *de test, tels ces labyrinthes : à droite labyrinthe tridimensionnel (d'après Hunter) ; à gauche labyrinthe de Dashiell (d'après Dashiell).*

Une des *voies d'apport* est celle qui multiplie les systèmes expérimentaux de tests, passant du labyrinthe à des boîtes de plus en plus élaborées sous l'influence de Skinner et de son école. Elle se développe en parallèle avec l'augmentation du nombre des espèces animales utilisées : le singe, le chat et surtout le pigeon, qui, aux mains de Skinner, de Terrace et de bien d'autres, devient un matériel aussi fondamental que le rat. L'homme enfin devient matériel expérimental, avant de bénéficier dans les dernières années d'un *feed-back* sous la forme de nouvelles méthodes d'éducation (apprentissage sans erreurs) ou de soins *(behavior therapy)*. Nous reviendrons sur les problèmes posés par le développement fulgurant du néo-behaviorisme skinnérien. Une des dernières incorporations de Skinner et de son école dans les années 1950 est, avec Miller, celle de la physiologie postpavlovienne (Bykov, Ayrapetianz) concernant les systèmes du domaine végétatif et leurs combinaisons éventuelles avec les systèmes moteurs squelettiques.

Que ce soit par les instinctivistes ou par les behavioristes, les grands singes anthropoïdes (les chimpanzés surtout, mais aussi les gorilles) sont explorés expérimentalement en captivité dans leurs comportements. O. Koehler, les Kellog, Mme Khots, Guillaume et Meyerson expérimentent et construisent parfois des centres importants dans lesquels, au niveau d'une analyse globale ainsi que d'une analyse élémentaire des comportements, les progrès sont rapides. Ils sont toutefois bloqués soit par l'idée préconçue d'une interprétation intelligente *(insight)*, soit par les limites assignées aux capacités d'abstraction des animaux dans des situations où l'apprentissage n'est pas multiforme. Il était cependant intéressant de souligner la simultanéité d'introduction au laboratoire d'un même matériel animal utilisé dans des problématiques fondamentalement diverses.

L'autre voie d'apport au behaviorisme est celle ouverte en Amérique par Schneirla qui se veut comparatiste (il est zoologiste avant d'être comportementaliste et homme de terrain avant d'être homme de laboratoire). Après avoir été formé dans les travaux sur la psychologie du rat blanc, il revient aux Insectes sociaux et étudie les fourmis dans la nature. Il en tire un enrichissement extrême et devient capable de dépasser à la fois la psychophysique et le behaviorisme dans l'incorporation de la dimension temporelle aux comportements. En effet, pour lui, le temps joue à plusieurs niveaux : un niveau individuel, s'exprimant par les transformations des motricités décrites sous la rubrique de l'apprentissage ; un niveau parfois individuel mais souvent supra-individuel et pouvant atteindre les descendants, qui s'exprime par les transformations de comportements corrélées aux grandes variations physiologiques dépendantes des grands cycles du milieu. La physiologie éco-éthologique des fourmis dorylines est caractéristique de cet état d'esprit.

▼ *Le comportement des Anthropoïdes a passionné beaucoup de chercheurs au début du XXe siècle, mais dans le cadre d'une interprétation qui ne faisait presque pas de part aux capacités de ces animaux dans leur environnement naturel.*



I.G.D.A.

● L'objectivisme

Les outrances de certains psychologues du rat blanc qui se complaisent dans une situation artificielle mal explicitée et dans un pathos mathématico-descriptif, l'appartenance à une famille de pensée dont la vision rencontre les limites de celle de la bourgeoisie viennoise du début du siècle, l'acceptation d'une théorie instinctiviste vaguement référencée à une physiologie pulsionnelle... et quelques autres facilités provoquent un homme de caractère comme Lorenz à partir en guerre contre le behaviorisme. Celui-ci se met à observer (soi-disant avec un regard neuf) les comportements « libres » d'animaux « sauvages », et prétend, dans la lignée zoologique comparatiste, établir pour des Vertébrés (les Oiseaux surtout) un certain nombre de lois de l'activité instinctive. Dans un cadre innéiste pulsionnel, auquel Tinbergen ajoutera les éléments de hiérarchisation structurale, Lorenz tend à une comparaison interspécifique dans le cadre d'une évolution et d'une ontogenèse quelque peu ponctuelles : l'homme est, bien entendu, inclus dans la phylogenèse.

C'est l'origine de ce que l'on a trop souvent appelé en France l' « éthologie objective » et que, pour en établir la symétrie avec le behaviorisme, il faut nommer l'objectivisme.

Née d'emblée d'un parti pris de conflit avec le behaviorisme, la théorie objectiviste reçoit le choc en retour des Américains (Schneirla, Lehrman), puis des Anglais

(Kennedy, Carthy). La France est, encore une fois, en retard; en 1945, l'école y fait une entrée triomphale et d'autant plus remarquée qu'elle paraît utiliser certaines des conceptions évolutionnistes darwiniennes sans trop battre en brèche le fixisme de Fabre, tout en utilisant au niveau des « fenêtres » ouvertes par l'animal sur le monde beaucoup des « conquêtes » de la physiologie des sensations et de la théorie des tropismes.

Depuis cette date, le nombre des éthologistes et la quantité de leurs travaux dans tous les domaines n'ont cessé de progresser; il faut dire que, selon une règle très générale, les heurts d'école ont permis de dégager des idées et des voies nouvelles. Des revues internationales de haut niveau ont été créées, des livres ont été publiés et des colloques se sont tenus. L'importance des recherches effectuées sur les Mammifères supérieurs, particulièrement sur les Primates non humains, a permis de rapprocher les problèmes étudiés par les éthologistes de ceux traités par les psychologues. On assiste actuellement à la publication de travaux de valeur ayant l'*Homo sapiens* pour objet et des méthodes éthologiques pour moyen. Cela augure bien d'un avenir dont les querelles oiseuses de vocabulaires seront absentes et dans lequel les chercheurs n'étudieront plus les espèces pour elles-mêmes, mais illustreront les problèmes globaux par des travaux comparatistes évolutifs.

Vers une théorie synthétique en éthologie

Caractéristiques du règne animal

Une des caractéristiques importantes des êtres vivants, lorsqu'on les compare aux structures non vivantes, est l'assimilation de croissance qui conduit à la multiplication de matière et à l'occupation de plus en plus large des environnements, donc à la transformation de plus en plus complexe de ceux-ci.

Certains faits doivent être soulignés : lorsque les chloroplastes ont établi leur fonctionnement dans les plantes vertes, la matière vivante a certainement manifesté pour la première fois sur une grande échelle à quel point était importante la transformation qu'elle imposait au milieu abiotique en assurant le tamponnage de la composition gazeuse de ce milieu. Cela n'est évoqué que pour indiquer l'idée de rétroaction biochimique par la matière vivante. Il ne s'agit pas, à proprement parler, de comportement.

Par contre, la courbure des plantes en fonction des facteurs abiotiques de l'environnement : lumière, gravité, etc., se révèle d'un autre ordre et ouvre la porte aux réactions motrices. Souvenons-nous que Loeb, séduit par les lois de Verworn, de Candolle et de Sachs, chercha à les transposer aux animaux. Toutefois, les courbures des plantes les conduisant à présenter certaines de leurs parties vers la lumière ou vers d'autres facteurs sont toutes combinées à des réactions de croissance, lesquelles, par des accélérations et des ralentissements dans les zones symétriques, provoquent ces déflexions.

D'autres mécanismes sont nécessaires pour les réactions rapides. Celles des plantes carnivores, comme la *Drosera* ou les Mimosées qui reploient leurs feuilles, évoquent déjà davantage, par cette rapidité, des réactions d'animaux.

Les réactions primitives des animaux peuvent s'exprimer à peu près de la même manière; toutefois, et c'est un autre fait d'ordre qualitatif qui différencie ceux-ci des plantes, ces réactions conduisent à une dispersion immédiate dans l'espace au moyen d'organites ou d'organes adaptés à assurer cette dispersion. Les plantes supérieures ont, au cours de l'évolution, adapté des organes morphologiques à leur dispersion : étamines qui « confient » leur pollen à des Insectes, expansions des graines, fruits ingérés par des Oiseaux, etc. Les animaux, par contre, ont multiplié les organes de mouvement : on passe progressivement de l'organisation unitaire à l'organisation composite des systèmes ciliaires chez les Protozoaires, comme l'on passe progressivement, aussi bien dans le rameau hyponeurien que dans le rameau épineurien, des éléments contractiles les plus simples anatomiquement à des masses musculaires antagonistes faisant se mouvoir l'une par rapport à l'autre des pièces squelettiques externes (comme chez les Arthropodes) ou internes (comme chez les Vertébrés).

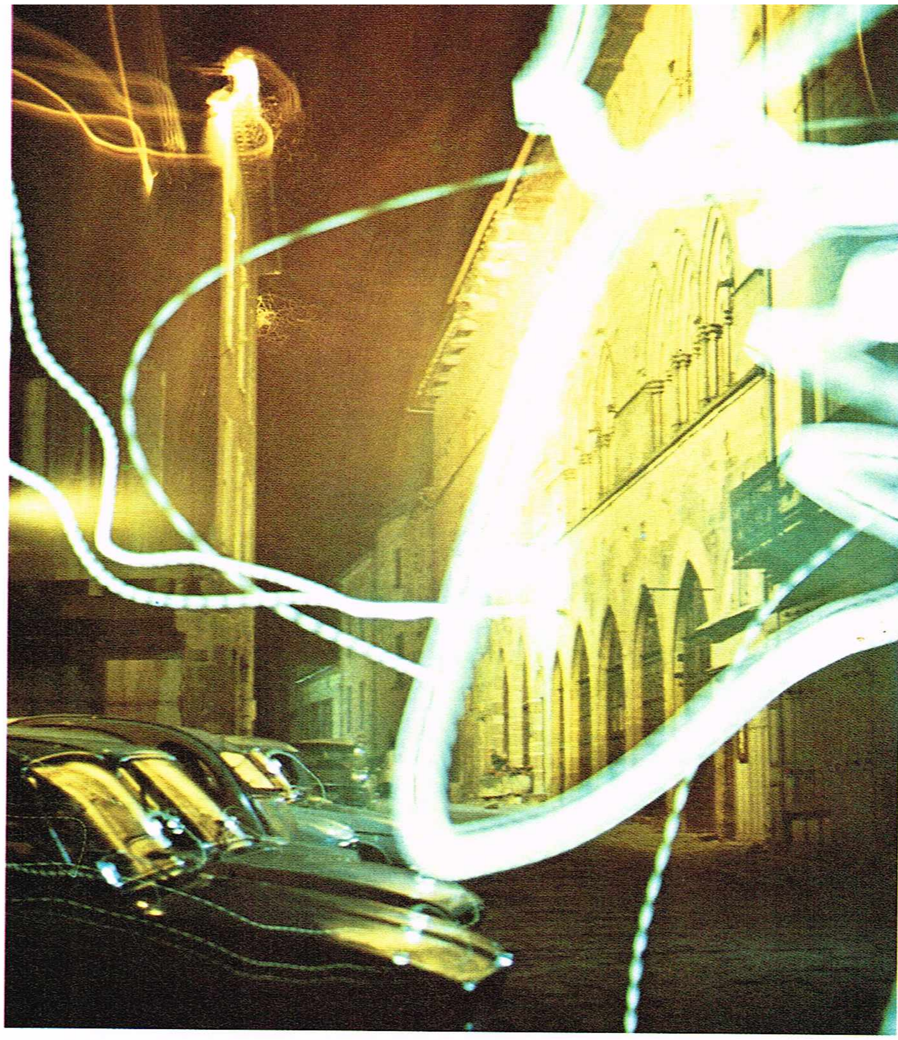
Toutes ces références à l'évolution et à l'utilisation de structures morphologiques dans le comportement sont de la plus grande importance : Il faut souligner les étapes de cette conquête de l'espace libre par la matière vivante.

Dans cette optique, les mouvements des animaux dans le milieu où ils s'expriment semblent bien constituer un fait saillant : c'est pourquoi on est tenté de focaliser l'analyse éthologique sur ces mouvements. Mais pour en opérer une analyse, il faut leur donner une mesure. Cette mesure permettra l'étude quantitative, bien qu'elle présente des limitations.

Des *contraintes mécaniques et morphologiques* limitent beaucoup les capacités d'expression de comportement : il est impossible à un individu humain de toucher son coude droit avec sa main droite; il est impossible de se gratter simultanément d'une seule main la tête et le pied; il est impossible de marcher et de courir en même temps. Des *contraintes mécaniques et physiologiques* apportent d'autres limitations : une contraction simultanée des extenseurs et des fléchisseurs d'un même segment de membre ne se produit quasiment jamais; au contraire, il y a succession coordonnée de contractions.

Ces remarques étant faites, la *description* des comportements des animaux est possible sous la forme d'*une série finie d'actes* plus ou moins diversifiés et plus ou moins coordonnés les uns aux autres. Dans bien des cas, on a assimilé la marche à une combinaison de réflexes segmentaires et suprasegmentaires des membres en mouvements, mais elle s'accompagne en général de mouvements liés de la tête, de la queue, d'autres organes, et la description devient très vite fort complexe. Elle s'oriente rapidement vers la reconnaissance de coordinations dont beaucoup peuvent être qualifiées par des mots pris dans le vocabulaire humain. Malgré leur relent de finalisme, ceux-ci assurent les globalités des descriptions : toilettage, comportements alimentaire, copulatoire, parental, etc.

Les descriptions d'actes moteurs « simples », de coordinations motrices plus « complexes » peuvent suffire dans un premier temps, mais lorsqu'il s'agit d'analyses plus fines, l'unique référence à un mouvement vu de l'extérieur (même s'il a été filmé) est insuffisante. Bien des chercheurs se sont orientés, sous l'influence de la physiologie, vers des mesures plus précises, pratiquées soit au niveau musculaire périphérique, soit au niveau du système nerveux moteur central. Ici apparaissent davantage, à cause de la simultanéité des mesures en divers points, des



G. Richard

▲ *Vol de papillons et de chauves-souris dans une lumière artificielle : les traits fins matérialisent le mouvement des Lépidoptères, les traits épais celui des Chiroptères.*

synchronies et des diachronies de production de mouvements qui conduisent obligatoirement à la mise en relief d'une *dimension temporelle* de successions coordinatrices. Elles aboutissent à la construction réelle des *éthogrammes,* répertoires dynamiques complets des animaux.

De 1930 à 1960, la science éthologique objectiviste a accumulé sur un nombre considérable d'animaux des éthogrammes de plus en plus précis dans leur structuration temporelle. Il est impossible d'ignorer que cette accumulation est hautement précieuse et qu'elle a donné un nouveau souffle aux sciences du comportement. Il était nécessaire et urgent en 1930 de se tourner vers la nature, d'ouvrir toutes grandes les portes de la science à nombre d'animaux dont on soupçonnait à peine le comportement ainsi qu'à nombre d'actes dont on mesurait mal la valeur.

Mais la dimension temporelle physiologique conduit également à d'autres observations qui n'ont pas été réalisées par les objectivistes, et que les behavioristes ont peut-être eu tendance trop exclusivement à monter, à une certaine époque, en épingle. Il s'agit de la transformation des coordonnées de l'expression temporelle (latence, durée, espacement) d'un acte ou d'un ensemble d'actes par le seul fait que cet acte doit se répéter. Tout l'apprentissage, qu'il se fasse en tour de silence chez Pavlov, en labyrinthe ou en boîtes de Skinner, relève de ce type de transformation. Il y a là certes un fait expérimental de laboratoire, mais il est impossible que ces transformations ne puissent se retrouver dans les actes naturels et donc jouer quelque rôle dans l'éthogramme lui-même. Non seulement cette dimension est importante en elle-même, mais elle mène à une véritable incorporation du temps aux comportements, ce qui conduit, bien entendu, à chercher tous les aspects de la dimension temporelle. La transformation ontogénétique ne peut alors manquer d'intérêt. Elle est même certainement plus fructueuse à beaucoup d'égards que la comparaison d'éthogrammes d'animaux différents parvenus à la fin de leur croissance morphologique. Il devient donc nécessaire de comparer les éthogrammes successifs d'un même animal au cours de son ontogenèse, en cherchant tout particulièrement les filiations d'actes en construction ou en destruction. Cette problématique, proposée de façon cohérente par l'école de Schneirla, est fondamentale.

On ne peut manquer, dans une telle problématique, de se trouver frappé par la variabilité de la construction et même par la variabilité de l'organisme construit. Surgit alors une autre dimension temporelle : *la transformation spécifique incluse dans la transformation phylogénétique.* C'est le mérite d'hommes comme Dobzhansky d'avoir su formuler justement ce type de passage en s'appuyant non plus sur l'analyse descriptive d'états relativement figés, mais sur l'analyse d'interactions à l'œuvre dans les populations naturelles d'êtres vivants ou dans les populations géniques des patrimoines héréditaires des espèces.

On ne peut pas inclure la dimension temporelle dans l'ontogenèse et l'abstraire de la phylogenèse. Il s'agit en fait de processus de même type : l'introduction d'une variation modèle progressivement, à partir des *interactions* établies dans un milieu défini, des comportements qui s'exprimeront complètement en interaction avec un *autre milieu.* C'est ainsi que les transformations morphologiques et comportementales manifestées par le fœtus dans son milieu embryonnaire permettent de donner progressivement une valeur diversifiante aux milieux successifs dans lesquels vivra l'individu.

Si donc les objectivistes ont cherché à décrire les comportements en séquences d'actes, les behavioristes les ont décrits beaucoup plus en changements de fréquence d'un acte particulier. Aucune entente n'était possible pour ceux qui voulaient rester sourds et aveugles à la méthodologie de mesure de l'autre école.

Mais la voie moderne, tracée par Lehrman, Carthy, Kennedy, Hinde et bien d'autres depuis, passe obligatoirement par la synthèse des deux points de vue, laquelle confrontera de plus nombreux éthogrammes aux sources de la variation temporelle par la médiation d'une théorie génétique renouvelée.

Les actes moteurs

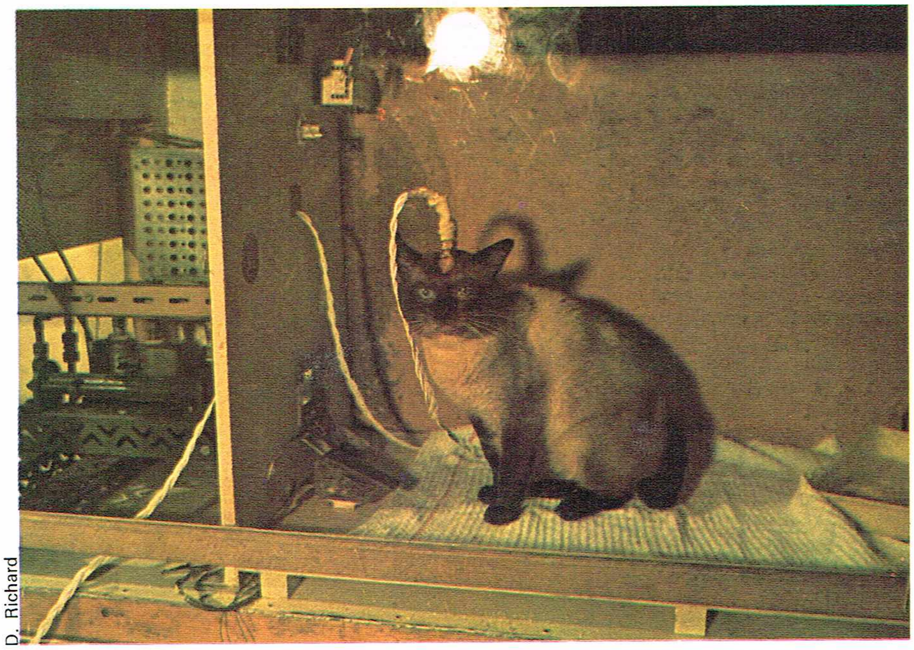
Généralités sur la variabilité

En ce qui concerne la description des actes « élémentaires » et des coordinations « finalisées » de l'éthogramme, il faut maintenant souligner avec force que, dans une voie spécifiquement zoologique avec une méthodologie comparative reprise (sans renouvellement) à la morphologie taxonomique, et avec l'arsenal conceptuel d'une génétique mécaniste morganienne, en 1930 peut-être, il était intéressant de tenter une caractérisation des comportements dégagée des interprétations instinctivistes du type de celles de Fabre.

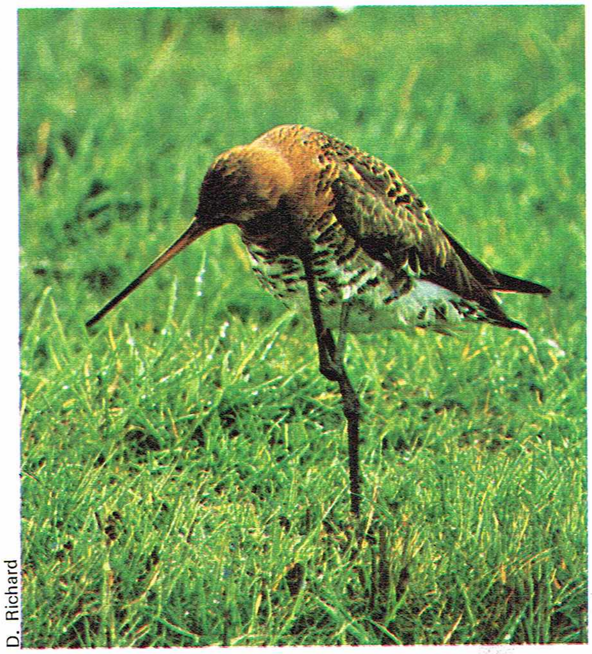
Mais c'était tomber de Charybde en Scylla que de passer du fixisme créationniste de Fabre au fixisme prétendument évolutionniste de Lorenz. Celui-ci, dans le Colloque sur l'instinct tenu en 1954, à Paris, sous l'impulsion de Grassé, écrivait, au sujet de l' « unité d'actes » de l'objectivisme :

« Ni Whitman, ni Heinroth n'ont présenté de suggestions à propos des mécanismes physiologiques sous-tendant les schèmes moteurs qu'ils avaient découverts. Ils étaient bien plus intéressés par les conclusions taxonomiques à tirer de ces schèmes. Ainsi, l'éthologie commença à être une science purement descriptive et classificatrice, et c'était le meilleur départ possible. Cette manière de procéder a conduit à l'accumulation d'un tel matériel d'observation concernant les schèmes moteurs nouvelle-

▼ *Dans la nature, un acte étudié chez les divers individus d'une espèce peut paraître identique. (ici, à droite, le grattage chez une barge à queue noire). Cependant, l'analyse fine de l'acte permet d'atteindre divers niveaux de variabilité individuelle. L'étude de l'apprentissage en cage de Skinner permet de quantifier les paramètres temporels de l'expression d'un acte ou d'un ensemble d'actes au cours de leurs répétitions (à gauche).*



D. Richard



D. Richard



D. Richard



D. Richard



D. Richard

▲ *Alors que les* **Gallinacés** *(en haut), effectuent des mouvements alternatifs de ramassage de l'eau (à gauche) en surface avec le bec et de relèvement de la tête (à droite) qui permet une déglutition par gravité, les* **Colombiformes** *qui boivent (ci-dessus), trempent leur bec dans l'eau et aspirent.*

ment découverts que leurs propriétés devenaient évidentes. Les plus importantes de ces propriétés sont alors les suivantes :

— la modificabilité de tels schèmes est infinitésimale et en tout cas beaucoup plus faible que celle des caractères morphologiques, lesquels sont considérés comme « hérités » par les biologistes ;

— les mêmes schèmes moteurs qui, en phylogenèse, se trouvent très conservateurs tendent à apparaître, en ontogenèse, comme indépendants de l'apprentissage individuel ;

— Ils montrent un type évident de spontanéité et une tendance à une récurrence rythmique qui est particulière à chacun. »

Ainsi, en 1954, *non seulement le comportement des animaux est décrit par les objectivistes comme un ensemble coordonné d'actes (ou de schèmes) moteurs, mais de plus ces actes sont spécifiques, fixés dans une transmission génétique seulement soumise aux règles de la mutagenèse et de la combinaison morganienne, et en outre indépendants pour leur expression des milieux dans lesquels ils s'expriment.* Il y a manifestement là une exagération, qu'il faut dépasser sous peine de retrouver très vite au niveau des comportements tous les dangers d'un fixisme générateur des cataclysmes à la Cuvier.

En réalité, deux types d'actes ont souvent été confondus sous la même dénomination :

— ceux qui peuvent être reliés à une fin biologique immédiate pour l'individu (picorer, voler, nager, marcher, s'ébouriffer, se toiletter, etc.) ;

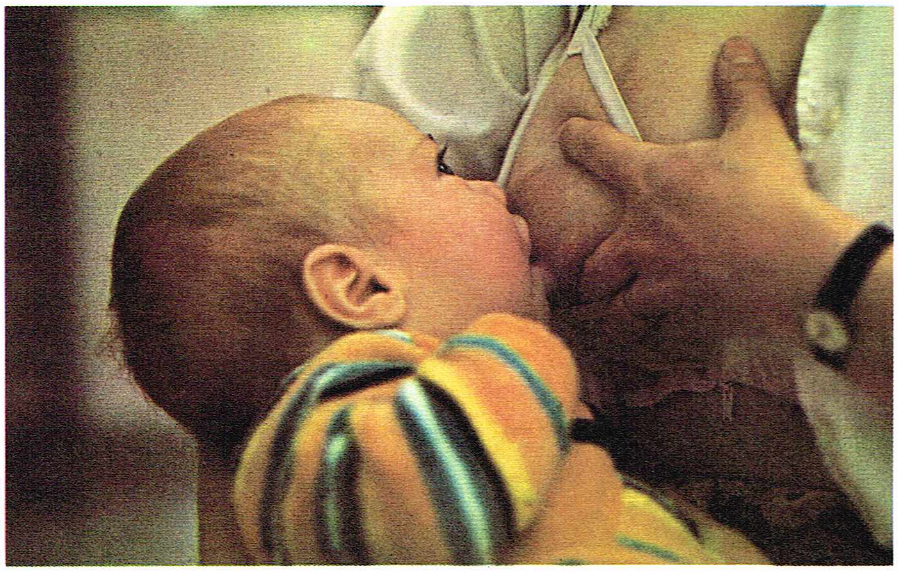
— ceux qui sont inclus dans les communications (mimiques, gestes, postures, vocalisation, etc.).

Pour les uns comme pour les autres, l'acte étudié chez un individu dans la nature rappelle de très près l'acte étudié chez un autre individu. Mais en réalité l'analyse très précise pratiquée à l'aide du cinéma accéléré (pour les mouvements) ou à l'aide du sonagraphe (pour les cris) a largement battu en brèche l'idée de l'identité de l'acte pour tous les individus d'une espèce, même pour tous les individus d'une population.

Lorsque Huxley, en 1910, observait les parades des grèbes huppés avec des jumelles à quelques dizaines de mètres de distance, lorsque Whitman décrivait le vol d'Oiseaux d'abord retenus prisonniers comme *presque semblable* à celui d'Oiseaux libres, ou lorsque Lorenz observait les comportements sexuels des canards ou le « vol de chasse » d'un sansonnet, la précision n'était sans doute pas nécessaire à ces travaux pionniers. A présent, par contre, il est important de considérer l'importante variabilité relative de la plupart des actes des éthogrammes.

Certes, à première vue, cette variabilité n'apparaît pas. Toutes les vaches broutent en arrachant l'herbe grâce à une traction de la langue enroulée autour de la touffe visée, et leurs incisives cisaillent à peine la base des tiges ; tous les Colombiformes qui boivent trempent leur bec dans l'eau et aspirent, alors que les Gallinacés effectuent des mouvements alternatifs de ramassage de l'eau en surface avec le bec et de relèvement de la tête, qui permet une déglutition par gravité ; l'utilisation par les Palmipèdes des sécrétions huileuses de leur glande uropygienne prélevées du bout du bec et répandues sur les plumes est semblable ; les mouvements de grattage de la tête par la patte postérieure passée au-dessus du membre antérieur tendu appartiennent à presque tous les Vertébrés ; la femelle de canari pousse par un mouvement de tissage spécial les fragments de matériaux dans la coupe du nid, et effectue ce mouvement presque avec la même forme si on ne lui donne pas de matériaux, et alors elle le fait sur le plancher de la cage ; tous les enfants humains ont des mouvements quasi similaires de recherche du sein, de positionnement correct du mamelon et de la partie antérieure du sein dans la partie postérieure de la cavité buccale, puis présentent une intégration de la coordination musculaire de succion, de déglutition, de respiration, de repoussement du sein à la fin de l'alimentation.

Mais une analyse plus fine incluant les temps (et non seulement les formes des comportements) introduit déjà une *variabilité individuelle* qu'il est impossible de nier. D'autre part, lorsqu'on s'adresse non plus à des mouvements simples mais à des séquences de mouvements, on s'aperçoit fort aisément de la disparition sans conséquences graves pour la réalisation du comportement de certaines parties de la séquence (voir plus loin) ; on

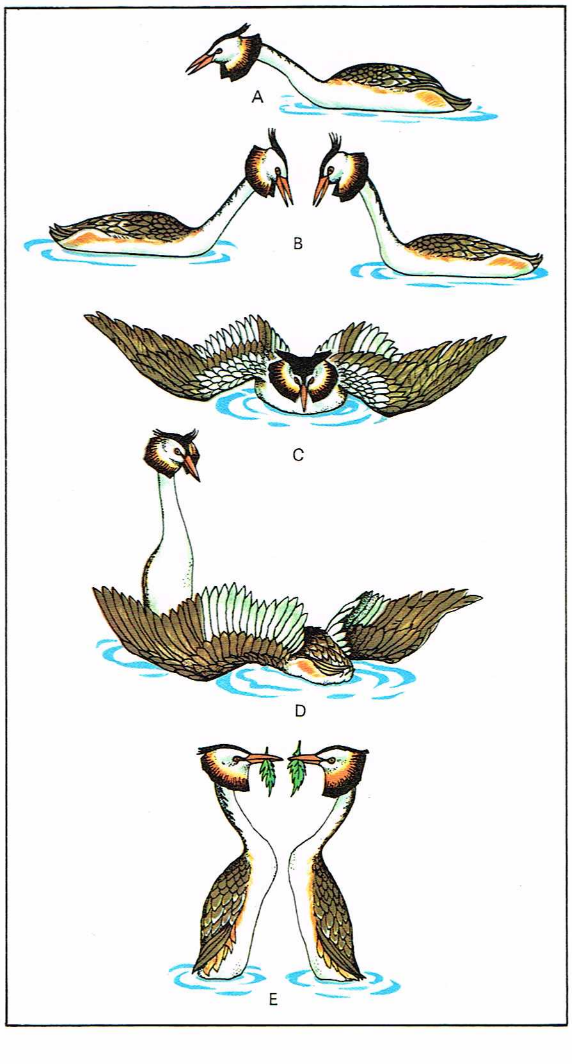


D. Richard

▲ *Un enfant tétant le sein de sa mère exprime au travers des caractéristiques individuelles des protagonistes, une modalité spécifique de comportement.*

s'aperçoit également que c'est plutôt *une modalité générale des actes* (modal action pattern) *qui se maintient similaire dans le cadre spécifique*.

Si nous nous tournons maintenant vers les comportements à valeur de communication, comme les échanges entre partenaires sexuels ou entre partenaires au combat, nous trouvons beaucoup d'actes enchaînés, mais qui devront subir une épreuve décisive de valeur de leur enchaînement. C'est l'interprétation du comportement par le *socius,* l'interprétation par le vis-à-vis, laquelle n'échappe pas à la dynamique phylogénétique.



I. G.D.A.

▶ *A gauche,* parade sexuelle *du grèbe huppé. Le mâle et la femelle érigent les plumes du cou (A) et se rejoignent face à face (B); le mâle écarte les ailes et plonge devant la femelle (C, D) puis tous deux s'affrontent, une plante aquatique au bec (E). A droite, en haut, le mâle du « cordon bleu » effectue une* danse ritualisée *impliquant des éléments de la construction du nid; en bas, présentation par un bengali d'un morceau végétal sous une forme ritualisée.*

A cet égard, deux exemples nous retiendront :

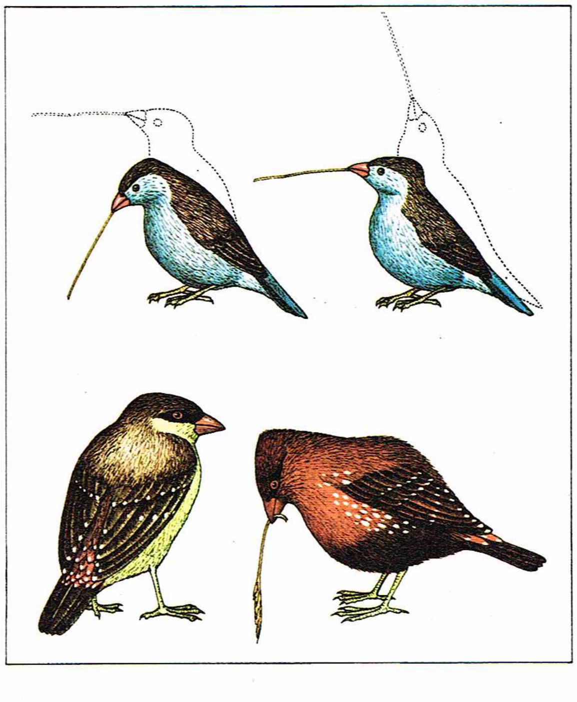
● *Les actes appartenant au premier système* mentionné ci-dessus (alimentation, toilettage) *et qui,* dans une interprétation finalisée des comportements, *ne devraient pas venir interrompre le déroulement d'une séquence sexuelle ou d'une séquence de bataille.*

Pourtant, il arrive souvent qu'un goéland ou un poulet au combat suspendent leurs actions antagonistes; un court instant, on voit le premier arracher une herbe, le second picorer un grain. Il arrive aussi qu'en cours de parade sexuelle, une cane tourne la tête de la même façon que lorsqu'elle se nettoie les plumes. De tels actes, détachés de leur contexte habituel (séquences alimentaires, séquences de toilettage) et insérés dans une autre séquence (peut-être l'ont-ils été au cours de l'évolution en raison des limitations morphologiques évoquées plus haut), vont prendre, *à cause de l'improbabilité de leur manifestation à cette place,* une valeur particulière de signal. Ils pourront décrire non plus une *étape de réalisation* d'un comportement, mais bien plutôt un *état de l'animal.* La pression sélective spécifique, s'emparant de tels actes, leur donne une valeur de plus en plus précise et les stabilise assez étroitement en durée d'expression et en place dans la séquence pour une espèce donnée.

Or, ce phénomène, dit de *ritualisation,* est un de ceux sur lesquels Lorenz a particulièrement insisté, en 1937, lorsqu'il décrivait des mouvements innés fixes spécifiques (la projection de la tête du garrot à l'œil d'or en parade nuptiale, toujours citée depuis Dane, dure 1,21 seconde $\pm$ 0,08 seconde !). La sélection évolutive dans une espèce ou dans une population découpe toujours dans la courbe de Gauss de répartition quantitative d'un caractère (qu'il soit morphologique ou comportemental) des tranches d'autant plus étroites que la pression sélective est plus forte. Or, la pression du congénère dans la mise en place des actes ritualisés est une des plus intenses qui puissent être.

● Les *vocalisations,* bien étudiées depuis 20 ans, fournissent un autre exemple non seulement de variabilité d'actes moteurs, mais également d'utilisation de cette variabilité par l'espèce dans le cadre de la concurrence naturelle.

On a sans doute trop longtemps considéré les vocalisations comme un comportement particulier à la fois dans sa manifestation et dans sa physiologie de production. Cependant, comme tous les comportements évoqués plus haut, l'émission sonore implique en coordination temporelle un grand nombre d'actes élémentaires : mouvements respiratoires, contractions pharyngées et laryngées (cordes vocales, syrinx, etc.), mouvements de la cavité buccale ou de ses annexes assurant certains éléments de modulation de l'émission. Sans doute cette coordination s'est-elle établie avant que la vocalisation prenne une



I.G.D.A.



G. Richard

valeur de communication (c'est le cas pour beaucoup d'onomatopées). Mais dans bien des cas, la communication s'établit grâce à un filtrage de compréhension sélective qui est réalisé par le congénère.

Des nombreuses études de Marler, Konishi, Nottebohm, Thorpe, Hinde, Bremond, Kreutzer sur les Passereaux, de Guyomarc'h sur les Gallinacés, se dégage l'idée que les modalités éthologiques des vocalisations d'une espèce dépassent de beaucoup ce qui pourrait être déduit de l'audition d'un individu; chaque sujet est loin d'exprimer l'ensemble des potentialités propres à l'espèce. Ainsi, certains chants de troglodytes de la région moscovite sont plus proches (si on les compare en spectres de fréquences) de chants de troglodytes de la région parisienne que ne sont proches entre eux deux chants de troglodytes de Moscou ou deux chants de troglodytes de Paris. Il semble bien que la nécessité de caractérisation sonore d'un individu dans une population et sa reconnaissance par les autres imposent une restriction d'expression à des potentialités beaucoup plus vastes et (contrairement à ce qu'affirmait la théorie génétique classique) maintenues vastes justement par une sélection naturelle favorisant l'hétérozygotie par rapport à l'homozygotie.

De nombreux autres exemples de variabilité pourraient être décrits. Ils n'ajouteraient rien au fait que *l'éthogramme d'une espèce ne peut se déduire de celui d'un seul individu. Par ailleurs, cet éthogramme n'est pas composé de patterns moteurs indépendants entre eux et indépendants de l'environnement dans lequel ils se sont construits.* Il n'existe en fait pas de cas bien étudiés où tous les critères définis par l'école objectiviste soient réunis.

Le concept de *modalité thématique d'action,* ou M.A.P., (modal action pattern) de G.B. Barlow rend mieux compte de toutes les *dimensions des unités comportementales visées : ce sont des schèmes spatio-temporels de mouvements coordonnés, capables de se regrouper selon des modalités qui rendent le comportement identifiable. L'individu exprime, sous les pressions immédiates auxquelles il est soumis dans la population à laquelle il appartient, tout ou partie des capacités d'expression de M.A.P. de l'espèce; la variabilité ainsi mise en réserve doit jouer un rôle important dans les processus de l'adaptation phylogénétique.*

Variabilités phylogénétique et ontogénétique

Un des points sur lesquels, à la suite de Whitman et de Heinroth, l'objectivisme semblait le plus affirmatif vis-à-vis de la valeur spécifique des « actes fixes » était le critère de la transmission héréditaire. Or, diverses recherches tendent actuellement à démontrer que pratiquement tous les comportements relèvent d'un déterminisme héréditaire polygénique et que la construction complète d'un comportement nécessite l'incorporation au programme génétique individuel d'informations qui dépendent fondamentalement des milieux successifs dans lesquels se réalise cette construction.

Il est impossible, dans une étude de la variabilité des actes moteurs spécifiques, de se passer de l'analyse ontogénétique, laquelle conduit à donner au concept une dimension supplémentaire. Deux exemples serviront ici de démonstration.

● Hailman a repris, en 1967, l'étude analytique d'un des actes moteurs utilisé pratiquement comme « acte fixe spécifique » depuis les origines de l'objectivisme, et a montré où se placent les éléments de variation possible. Il s'agit de l'acte de demande de nourrissage *(quémande, ou pecking)* exprimé par un jeune goéland, qui vient frapper de la pointe de son bec la tache rouge de la mandibule inférieure de son parent; le contact est en général suivi, chez le parent, d'une régurgitation dont se nourrit le jeune.

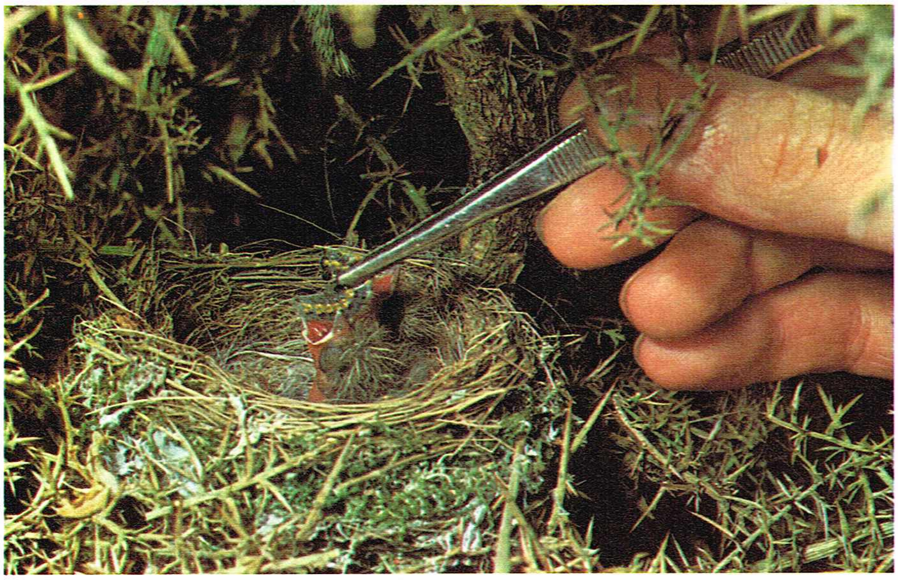
Ce mouvement est en réalité la somme de quatre composantes motrices coordonnées et organisées spatio-temporellement, dont l'ensemble, agissant sur le comportement de nourrissage du parent, se précise au cours des tout premiers jours de la vie du jeune. La *première composante* est un mouvement de la tête du poussin vers le haut et vers le parent, ou vers l'objet substitué. Ce mouvement s'achève par une chute de la tête en dessous de la position de départ, puis on observe un retour à la position de repos par retrait du cou. La *seconde composante* est une ouverture du bec (par soulèvement de la mandibule supérieure) suivie d'une fermeture rapide. La *troisième composante* est une rotation de la tête autour d'un axe, passant par la pointe de la mandibule inférieure et par la tête en dessous du niveau des yeux. La *quatrième composante*

▲ ***Des nombreuses études sur les Passereaux (ici, une mésange), se dégage l'idée que les modalités éthologiques des vocalisations d'une espèce dépassent de beaucoup ce qui pourrait être déduit de l'audition d'un individu.***



Marka

◀ ***Adulte de goéland marin. Remarquer la tache rouge, à l'extrémité de la mandibule inférieure, que le jeune vient frapper lorsqu'il exprime sa demande de nourrissage.***



J.C. Guyomarc'h

▲ **Prechtl** *montre qu'on peut* **provoquer la réponse de quémande alimentaire** *chez les jeunes Oiseaux nidicoles en faisant apparaître une forme quelconque au-dessus du bord du nid, surtout si on l'accompagne d'une secousse mimant l'atterrissage des parents.*

est une poussée des pattes suivie de relaxation. Ces quatre composantes, analysées sur film, se coordonnent progressivement entre elles de telle sorte que leurs maximums se groupent en quelques centièmes de seconde qui correspondent à l'impact du bec du jeune sur le bec du parent. A ce moment, le mouvement de la tête vers le haut est à son maximum; l'ouverture du bec, qui a commencé au début de ce mouvement, est maximale peu avant l'impact; la poussée des pattes est également maximale très peu avant l'impact; ce qui est encore plus intéressant, c'est que la composante rotatoire (qui manque chez des poussins éclos dans l'obscurité et élevés à la main par l'expérimentateur sans contact avec un bec parental) se met en place au cours des répétitions de quémandes.

Cette analyse met bien en évidence les intrications de mouvements; de plus, elle souligne qu'un des facteurs de la coordination est le comportement même du parent présentant le bec, alors qu'un autre facteur est l'alimentation prise par le jeune qui renforce, essai après essai, les comportements suivis de succès, ainsi que nous le verrons plus loin.

● *Fox* et *Apelbaum* ont étudié, en 1962, avec une méthodologie voisine, un comportement du jeune lapereau qui est une réponse orientée de saut dans la direction d'un stimulus, réponse accompagnée d'une vocalisation et de mouvements de pattes contre le stimulus. Grâce à des procédures expérimentales graduées au cours de l'ontogenèse, ces deux chercheurs ont décomposé ce comportement en une série d'actes plus simples, coordonnés entre eux mais dont le décours temporel est différent : certains sont précoces et disparaissent plus tard, d'autres sont d'apparition tardive, d'autres encore présentent une période d'hypermanifestation ou de régression. Néanmoins, tous jouent un rôle dans la construction du schème moteur qu'exprimera l'adulte. Les auteurs pensent même que ce schème, observé par eux au nid, est peut-être celui utilisé par l'adulte fuyant en zigzag devant un prédateur. Une dernière remarque s'impose : tous les lapereaux n'expriment pas le « saut retourné » avec la même intensité; ce sont les lapins de garenne (lapins sauvages) qui le montrent au maximum. Sans doute faut-il voir là un support héréditaire de capacités à répondre dans le milieu.

En complément, deux éléments de la variabilité doivent être maintenant précisés :

— la *variabilité par répétition;*

— la *variabilité sous-tendue par des variations physiologiques.*

Variabilité de répétition

Tous ces actes isolés ou construits en séquences montrent dans leur dynamique une première dimension temporelle : la *latence* de manifestation dans un environnement donné. Un mâle de drosophile peut très bien ne pas avoir d'activité sexuelle lorsqu'il est mis en présence pour la première fois d'une femelle : il peut la toucher de ses pattes antérieures, mais rester immobile jusqu'à ce qu'elle se déplace. Ce n'est que lors d'une seconde présentation qu'il commencera sa parade.

A l'inverse, un comportement, de quelque ordre qu'il soit, ne cesse pas immédiatement après l'arrêt du stimulus; on observe souvent l'équivalent de ce que Sherrington, dans un tout autre cadre, a nommé une *postdécharge*. Hinde, observant le comportement de harcèlement des Passereaux devant un prédateur, a montré que, en cage par exemple, le taux temporel unitaire d'émission de cris s'atténue lentement après que le prédateur a disparu. Un mâle de drosophile continue sa cour quelques secondes après la disparition de la femelle, sur le point où elle vient de disparaître. Nous reviendrons plus loin sur les causalités possibles de ce maintien de comportement (lien conditionnel avec d'autres stimuli, décharge d'énergie endogène, etc.)

Les phénomènes de latence aussi bien que ceux de postdécharge peuvent jouer un rôle avec d'autres dans les *sommations diverses* observables dans beaucoup de comportements. Dethier a montré avec la mouche *Phormia regina* comment les stimuli chimiques reçus par deux pattes se sommaient en quelque sorte algébriquement vis-à-vis de la production du mouvement d'extension de la trompe. De la même manière, la réponse sexuelle des rats mâles décrits par Beach vis-à-vis d'une femelle est une sommation de stimuli olfactifs, visuels et tactiles.

Mais il y a plus : la sommation peut provenir d'une espèce d'*auto-excitation* par la manifestation du comportement elle-même. Ainsi dans le cas du harcèlement *(mobbing)*, Hinde montre que le maximum de réponse n'est obtenu qu'au bout d'environ deux minutes et demie. Sevenster Bol montre que le nombre de mouvements de cour d'un mâle d'épinoche devant une femelle croît pendant une période de 5 minutes environ.

A l'inverse, des phénomènes de *fatigue* peuvent intervenir à la répétition de comportements. Cette fatigue peut être de deux types : purement physiologique, liée à une transformation du comportement, ou plus spécifiquement comportementale par transformation de la réponse en fonction de sa valeur dans l'environnement. Ainsi, le taux d'émission d'un pinson décroît dans la situation de harcèlement lorsque le stimulus est maintenu. Cependant, tous ces phénomènes sont largement mobiles. Il suffit de présenter à un chat une *nouvelle* femelle pendant la période réfractaire qui suit un accouplement pour produire avec très courte latence un nouvel accouplement.

Prechtl montre qu'on peut provoquer la réponse de quémande alimentaire chez de jeunes Oiseaux nidicoles en faisant apparaître une forme quelconque au-dessus du bord du nid, surtout si on l'accompagne d'une secousse mimant l'atterrissage des parents. Mais à la répétition de la présentation, la réponse devient de plus en plus faible et peut même disparaître. Toutefois, une brusque secousse d'intensité différente peut la faire réapparaître à pleine intensité.

L'exemple du harcèlement nous donne d'autres éléments d'appréciation. Ainsi, lorsqu'on présente une chouette à un pinson, au bout de 30 minutes le harcèlement est arrêté. Si la chouette reste hors de la vue de l'Oiseau pendant des temps variant entre 1/2 minute et 24 heures, lorsqu'elle est remise en présence de l'Oiseau, elle déclenche à nouveau les cris. Le décompte des cris émis dans les 6 premières minutes de chaque présentation montre que plus le temps de disparition est court, moindre est le nombre de cris réémis; le nombre atteint 50 % du niveau initial lorsque 30 minutes séparent les tests. Cependant, 24 heures sont insuffisantes en général pour retrouver l'intensité de réponse de la toute première présentation. Si, au lieu de la chouette, on se sert à la seconde présentation d'un Mustélidé naturalisé, on observe un léger accroissement des cris, mais l'ensemble du comportement suit à peu près la même loi que précédemment. Deux processus sont ici en cause : l'un à récupération rapide, l'autre à récupération lente et faible; peut être faut-il en ajouter un autre, lié à la spécificité du stimulus (chouette-Mustélidé).

Tout cela peut être prolongé par la notion de variabilité due aux processus d'*inhibition*. Par exemple, on sait bien maintenant que les ganglions cérébroïdes des Insectes (Roeder) modulent les motricités périphériques par un effet global inhibiteur sur celles-ci (mante). Souvent, ce phénomène s'observe également chez les Vertébrés.

Mais Kennedy, étudiant le vol des pucerons, a montré que se manifestent des alternances entre des périodes de vol et des périodes d'atterrissage sur les feuilles, ces atterrissages étant suivis de prise de nourriture. Si un puceron atterrit sur une surface « non attractive » (une vieille feuille par exemple), il n'y reste pas longtemps et s'envole à nouveau, mais moins énergiquement, et se repose vite. A l'inverse, s'il a atterri sur une surface attractive (une feuille jeune), il y reste plus longtemps; Kennedy a été capable de réfuter l'explication simple qui consisterait à établir une relation basée sur un épuisement du vol par le vol et une récupération par le repos et l'alimentation sur une feuille jeune. Il a suggéré une inhibition mutuelle entre les systèmes du vol et de l'atterrissage; l'activation de l'atterrissage servirait d'inhibiteur temporel à l'expression du système de vol, mais réduirait en même temps le seuil de déclenchement du vol. Kennedy appelle cette interrelation une *induction antagoniste*.

Tous ces résultats nous conduisent à mieux préciser à quels niveaux peut se reconnaître la variabilité d'un acte moteur ou d'un complexe d'actes. Cela nous conduit également à mieux mesurer l'importance et la place de la physiologie dans le comportement.

Variabilité physiologique

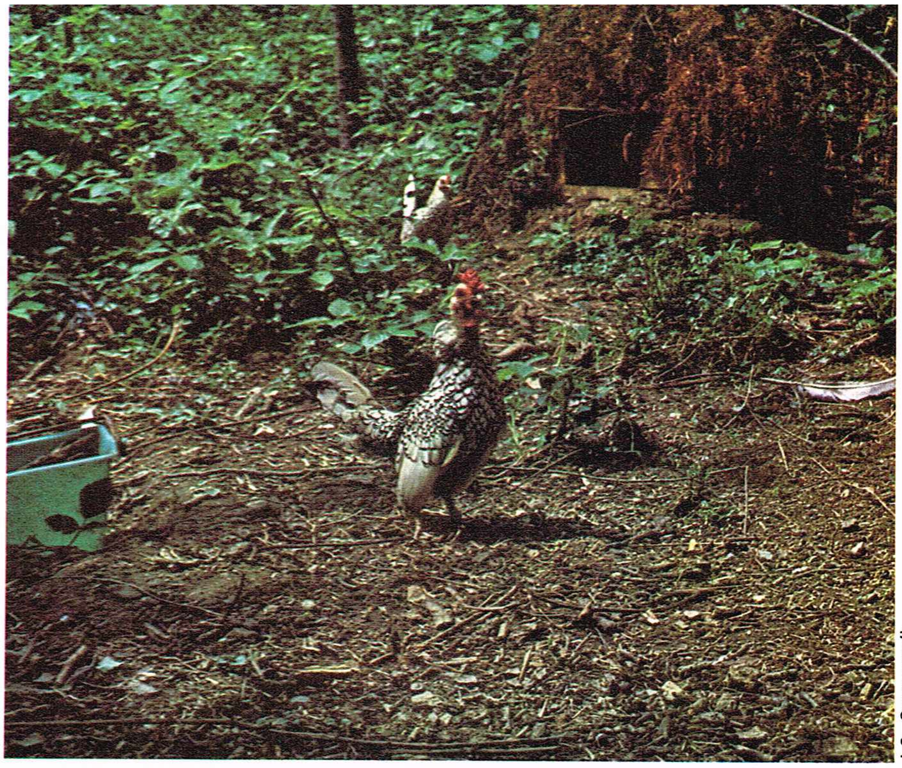
Siegel (1955) sur le coq, Guyomarc'h et Cariou (1969-1971) sur la caille japonaise ont montré que certaines des caractéristiques individuelles du chant ou du cri de reconnaissance sont modulées par les changements saisonniers ou expérimentaux de la photopériode, par le taux d'hormone mâle dans le sang, par les rapports hiérarchiques dans un groupe, par le sexe, par l'âge, sans pour cela que les caractéristiques globales du thème vocal soient altérées.

De la même manière, il est tout à fait certain que les émissions sonores des animaux vivant en grands groupes présentent, sur un thème général unique, des variations dans leurs éléments qui permettent la reconnaissance interindividuelle : c'est justement un cas dans lequel la pression de sélection naturelle a joué dans le sens de la préservation d'une diversité qui s'avérait fondamentale. Tschanz a démontré (1959-64) la réalité et le rôle de cette reconnaissance dans les relations parents/jeunes chez le guillemot : Hutchinson, Stevenson et Thorpe (1967) ont mis en évidence chez *Sterna sandvicensis* que le cri dénommé *fish-call*, poussé par le parent qui revient de la pêche, est individualisé à la fois dans ses éléments et dans la manière dont ceux-ci se combinent. Cependant, le thème total du *fish-call* permet son identification en qualité de schème moteur spécifique. Ce sont toutes ces variations possibles de la caractéristique spécifique d'une émission sonore particulière qui permettent l'établissement des « dialectes régionaux » évoqués ci-dessus.

Même dans les comportements reproducteurs des Insectes, où pourtant on a souvent évoqué la rigidité du comportement spécifique, des variations individuelles dans les schèmes moteurs peuvent être reconnues. Elles ont été décrites par Brown, par Bastock et Manning dans le comportement sexuel de la drosophile. Il existe trois éléments spécifiques dans le comportement de cour du mâle de ces Insectes : une orientation (O), un mouvement de vibration d'ailes (F) et un mouvement de léchage (L). A la fois la forme, la durée et l'organisation successive de ces éléments caractérisent individuellement chaque mâle, mais les espèces d'un même groupe diffèrent fondamentalement par la fréquence relative des divers éléments et par l'intensité de l'excitation des mâles : les espèces de groupes distincts diffèrent par des éléments particuliers : ainsi, le léchage des *D. melanogaster* est remplacé par un saut copulatoire dans le groupe *D. obscura*. Cela montre à quels niveaux réels se situent les variations individuelles d'expression d'un schème moteur et les incompatibilités motrices entre deux schèmes caractéristiques de deux espèces différentes. En outre, cela permet de comprendre sur quels critères peuvent s'établir les choix de comportements qui jouent un rôle fondamental dans les processus évolutifs de la spéciation ou du maintien de l'hétérozygotie dans le pool de gènes d'une population (avantage du « rare » dans les choix sexuels par exemple).

Synthèse

Tous ces exemples permettent de souligner la réalité et les limites du concept de schème moteur spécifique.



J.C. Guyomarc'h

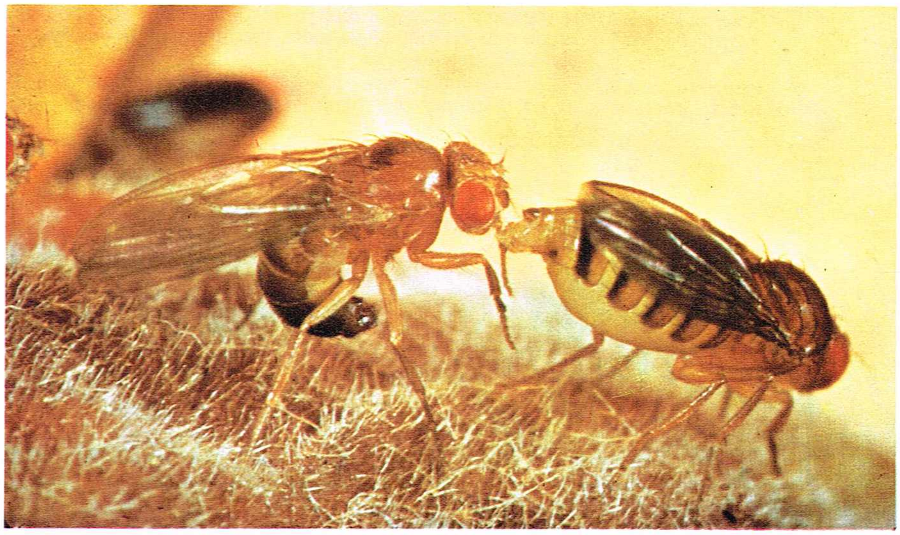
▲ *Certaines des caractéristiques individuelles du chant ou du cri de reconnaissance, bien étudiées notamment chez les Gallinacés, sont modulées par* **une variabilité physiologique** *sans pour cela que les caractéristiques globales du thème vocal soient altérées.*

Cependant, un problème reste encore à résoudre à ce propos : quelles sont les parts respectives de la maturation morphologique et physiologique d'une part, de l'expérience individuelle d'autre part, dans la réalisation par un animal, à un moment donné, d'un comportement caractéristique de son espèce ? La composante rotatoire de la quémande du jeune goéland s'affine en quelques heures et quelques répétitions de contact suivi de nourrissage avec un objet qui, dans la nature, est le bec du parent.

Les travaux de Kortlandt sur le cormoran indiquent l'importance d'une expérience acquise au cours de la maturation du jeune sur les actes moteurs futurs de la nidification des adultes, ce qui laisse à penser que des actes de ce type, même caractéristiques de l'espèce, hérités des parents et manifestés à plein par les adultes, doivent subir un certain exercice dans des milieux adéquats pour être complets.

Thorpe et Hinde ont longuement étudié le développement du chant du pinson, dont le thème est un des critères de reconnaissance de l'espèce, dont certaines variations géographiques caractérisent la population, et dont certaines variations de structure caractérisent l'individu. Ce chant, d'une durée totale d'environ 2,5 secondes, est constitué de notes dont la fréquence d'émission est comprise entre 2 et 8 kHz. L'ensemble est divisé en trois phrases principales de fréquence décroissante, suivies par une « fioriture » finale. Chaque individu possède un répertoire de 1 à 6 chants présentant des variantes minimes vis-à-vis du type. Les premières manifestations de ce chant chez le jeune en nature sont représentées par un *sous-chant (subsong)* dont la durée est mal définie, dont les notes sont variables et qui ne comporte pas de fioriture finale. Les pinsons élevés dans l'isolement dès

▼ *Des* **variations individuelles** *peuvent être également reconnues* **dans les comportements reproducteurs** *des Insectes où, pourtant, on a souvent évoqué la rigidité du comportement spécifique. Ici, phase terminale de la parade sexuelle, juste avant l'accouplement, chez* **Drosophila melanogaster** *: la femelle faisant saillir son ovipositeur accroît l'excitation du mâle dont l'abdomen se recourbe en préalable à l'accouplement.*



J. Six



J.P. Levistre

▲ ***Un pinson mâle; c'est son chant que le jeune au nid entend au début de sa vie.***

l'âge de quelques jours ne développent qu'un chant fort simple, ayant à peu près la longueur et le nombre de notes spécifiques, mais non divisé en phrases et sans fioriture. Cependant, de jeunes pinsons, pris également au nid très tôt après leur naissance, mais élevés en groupe, manifestent un chant plus élaboré (il est structuré en phrases, bien que les notes soient différentes de celles du chant d'un adulte libre) : cela tient à l'effet stimulant de la compétition de chant entre partenaires de même âge.

Des pinsons capturés juvéniles à l'automne et conservés en isolement jusqu'à leur maturité sexuelle expriment alors le chant typique. Il faut donc penser que le pinson « apprend » le chant spécifique et sa variante géographique bien avant de l'émettre lui-même. En effet, des pinsons élevés en isolement et soumis à l'audition d'enregistrements de chants de leur espèce sont capables d'émettre le chant spécifique ultérieurement. Il semble important d'insister ici sur la véritable dimension héréditaire de cette organisation des émissions sonores. De jeunes pinsons soumis à l'audition d'enregistrements de divers chants d'Oiseaux ne sont susceptibles d'imiter ultérieurement que des chants de pinson ou des chants ayant une structure de phrases voisine (ceux du pipit des arbres par exemple). Ils sont également susceptibles d'imiter un réarrangement des phrases du pinson. Mais lorsque le chant total est développé chez l'Oiseau, aucun autre chant ne peut être appris. Il y a donc chez cet Oiseau une *période privilégiée* pour l'apprentissage du chant, mais le phénomène est complexe puisqu'il est incorporé à toute la croissance de l'individu.

— Le jeune au nid entend (sans vocalise personnelle de ce type) les chants des mâles de la population (et particulièrement ceux de son père) dans une situation de totale dépendance alimentaire, thermique et de nettoyage vis-à-vis des parents.

— Le jeune en « sevrage » acquiert une indépendance et se distancie des parents tout en restant dans une population dont les chants se réduisent en forme et en intensité (régression saisonnière).

— Le juvénile vit en groupe saisonnier, automnal et hivernal, souvent interspécifique mais composé d'individus d'âges similaires émettant des cris de cohésion.

— Enfin, le juvénile à son premier printemps après l'éclosion commence, en groupe d'individus d'âges similaires, à organiser un premier chant qui régressera dans l'été pour faire progressivement place au printemps suivant, dans la situation géographique de compétition territoriale de mâle reproducteur, au chant totalement développé.

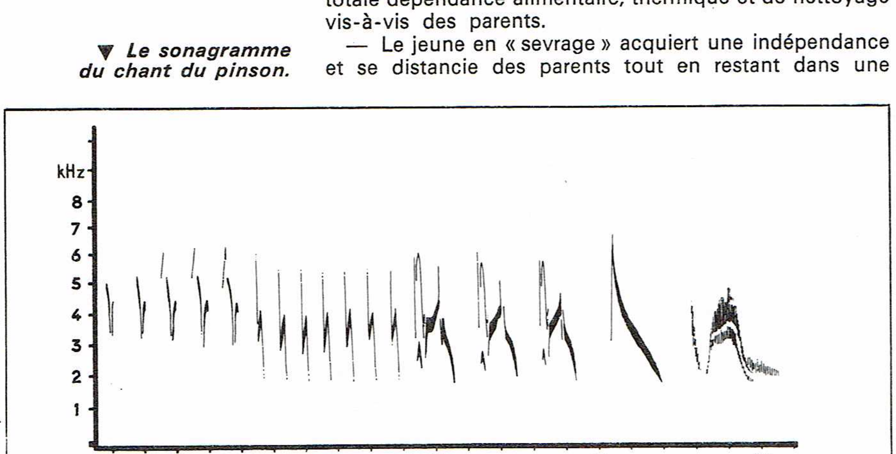
Cette ontogenèse ne va pas sans référence à tous les facteurs physiologiques propres à l'individu. Parmi ces facteurs, il faut en premier retenir le taux d'hormones sexuelles du mâle en maturation : Nottebohm montre qu'un pinson, castré avant sa première saison de reproduction et induit à chanter à 2 ans par injection de testostérone, est capable à ce moment d'apprentissage du chant, comme si les variations de la capacité d'incorporer le schéma entendu dans le milieu dépendaient pour partie des caractéristiques quantitatives des hormones circulantes.

Parmi les autres facteurs physiologiques importants dans l'apprentissage du chant, Nottebohm, après Konishi, démontre ce qui revient à l'auto-audition : les Oiseaux rendus sourds lorsque le chant est acquis conservent les émissions spécifiques; les Oiseaux rendus sourds avant montrent des déficiences qui varient selon l'âge auquel l'opération est pratiquée. Ces déficiences vont de l'expression d'un chant rudimentaire à une véritable régression de l'aptitude à chanter.

Ainsi, la réalisation totale du schème spécifique chez un individu ne peut se référer, comme l'affirment les objectivistes, à un simple « blueprint », à une « image », à un « plan » contenu dans le matériel héréditaire; il s'agit d'un ensemble interagissant constitué par ce matériel héréditaire et les interférences fonctionnelles qu'il entretient par l'intermédiaire de la morphogenèse et de la construction physiologique avec des milieux abiotiques et biotiques successifs. Comme le soulignent avec insistance Schneirla, E. Tobach et bien d'autres, *le matériel héréditaire et les milieux actuels de l'espèce pinson ont progressivement coadapté leurs manifestations au cours de l'évolution phylogénétique; comme il a été indiqué plus haut, l'apparente fixité du schéma moteur spécifique de l'adulte observé dans les conditions naturelles ne doit en aucune façon laisser oublier les processus phylogénétiques et ontogénétiques en cause dans son expression du moment.*

L'étude totale de ces processus est même l'objet le plus enthousiasmant que l'on puisse donner à l'éthologie. Elle dépasse de beaucoup en intérêt la taxonomie comportementale dans laquelle s'est trop enfermé l'objectivisme de Lorenz ou d'Eibl Eibesfeldt.

▼ ***Le sonagramme du chant du pinson.***



J.C. Guyomarc'h



▲ ***L'expression motrice des comportements (ici, mante avant l'acte de capture) dépend du fonctionnement de réseaux nerveux plus ou moins complexes.***

Programmation et régulation du comportement

La référence faite ci-dessus à des mécanismes d'ordre nerveux et d'ordre endocrine sous-tendant l'expression motrice des comportements conduit à une analyse plus complète de ces mécanismes. Dans les deux cas, il faut envisager deux niveaux d'analyse expérimentale :

— la *programmation* du comportement ;

— les *systèmes de régulation,* qui ont un rôle d'ajustement de ce même comportement.

Bien entendu, il faut enfin analyser l'*intercorrélation* des mécanismes nerveux et des mécanismes endocrines (neuro-endocrinologie).

Programmation du comportement

● *Système nerveux central*

Von Holst et von Saint-Paul, en stimulant électriquement divers sites cérébraux chez des poules et en variant les sites et les intensités d'excitation, ont obtenu des comportements qui miment à peu près certains des actes moteurs exprimés par ces animaux : actes agressifs, actes sexuels, etc. Ces expériences et leurs résultats ont été utilisés par Tinbergen, en 1951, pour appuyer ses conceptions selon lesquelles les comportements instinctifs seraient, pour leur expression motrice, sous la dépendance d'un *système hiérarchisé de centres nerveux :* la stimulation électrique aurait pour effet d'exciter un centre nerveux de contrôle commun de coordination des éléments musculaires mis en jeu dans les comportements.

Cependant, la réalité est moins simple. Il est maintenant évident que des stimulations électriques ou des stimulations biochimiques des aires motrices du système nerveux central peuvent faire exprimer des mouvements partiels du corps. A certains égards, cette caractérisation topographique reste cependant dépendante pour ses résultats de l'intensité de la stimulation artificielle produite et de l'état préliminaire d'excitation des zones étudiées. Ainsi, Tadaaki-Sumi délimite sur la surface antérolatérale du cortex frontal du lapin une aire motrice étroite, correspondant à la déglutition, et une aire assez grande, correspondant à la mastication. Ces deux aires sont de forme irrégulière et non concentriques. La mastication rythmique est obtenue pour une fréquence optimale de 30 à 50 stimulations par seconde ; l'anesthésie profonde produit un rétrécissement topographique des aires et un amenuisement de l'intensité de leurs réponses (élévation des seuils, diminution des taux de réponse, augmentation des latences de réponse). Par contre, la stimulation corticale bilatérale facilite les réponses. Dans tous les cas, la déglutition est plus susceptible aux procédures expérimentales complémentaires que la mastication ; cependant, son expression est facilitée par une stimulation faible appliquée sur le nerf laryngé supérieur.

Par ailleurs, les physiologistes de l'école de Penfield ont depuis longtemps attiré l'attention sur le fait que le cortex moteur n'est pas le site d'organisation des mouvements volontaires : c'est plutôt une partie de la voie descendante, normalement activée par des programmes afférents en provenance d'autres régions cérébrales organisatrices dont l'importance de mise en cause est fonction du programme considéré. De tels contrôles se développent au cours de l'ontogenèse. Ainsi, le jeune rhésus perfectionne son habileté motrice pendant sa croissance ; on observe alors de plus en plus de connexions corticales établies avec les motoneurones, la distribution de type adulte étant atteinte seulement huit mois après la naissance. Le répertoire limité des mouvements du jeune Primate est probablement dépendant de cette absence relative de connexions corticomotrices. Réciproquement, une ablation d'aires motrices produit un moindre déficit et une récupération plus rapide chez le jeune que chez l'adulte.

L'étude des aires corticales motrices ne peut donc permettre, à elle seule, d'éclairer le problème de la programmation des schèmes moteurs de l'animal.

Hess et ses collaborateurs, Ranson et Magoun notamment, ont mis en évidence des structures diencéphaliques dont l'excitation électrique fait apparaître soit des actes dans lesquels on peut reconnaître au moins certaines composantes des actes du comportement agressif ou du comportement de fuite des Vertébrés, soit des expressions variables de l'intensité de divers comportements. Des excitations (ou des destructions) de diverses régions hypothalamiques permettent d'atteindre au moins partiellement l'expression de comportements aussi divers que ceux de manger, de boire, d'attaquer, de fuir, d'émettre des déchets, de s'accoupler et de dormir. Par exemple, Morgane a montré, en 1962, que la stimulation graduée de l'hypothalamus latéral du rat peut déterminer soit des mouvements de prises aux lèvres ou de léchage ou de mastication, soit l'ensemble de ces mouvements. Cependant, en 1965, contrairement à ses prédécesseurs, Stellar (sur la base d'une critique méthodologique et d'une étude approfondie des comportements) a affirmé qu'il ne faut pas voir, dans l'hypothalamus latéral et dans l'hypothalamus ventromédian, deux pôles d'un système de tout ou rien pour la commande du comportement de prise alimentaire, mais *une structure qui réorganise, recode et distribue les instructions reçues du système limbique et de ses connexions de contrôle néocorticales, assurant en particulier une modulation des comportements de défense, de fuite, d'alimentation, d'approche grâce aux informations qui lui parviennent de l'hippocampe et de l'amygdale.*

Il est ainsi très difficile de concevoir l'implication d'une structure précise unique dans la commande d'actes moteurs coordonnés, et *c'est plutôt vers l'étude de réseaux nerveux complexes que s'oriente la neuro-éthologie.* Ces réseaux seront sollicités dans toute leur complication lorsqu'il ne s'agira plus seulement d'analyser la commande d'un acte moteur, comme ceux de prendre un aliment aux

▶ *La neuro-éthologie s'oriente vers l'étude de réseaux nerveux complexes en tenant compte du fait que la commande d'un acte moteur comme celui de prendre un aliment est incluse dans une séquence dont peuvent faire partie des activités locomotrices telles que le vol. Ici, un huîtrier-pie en vol.*

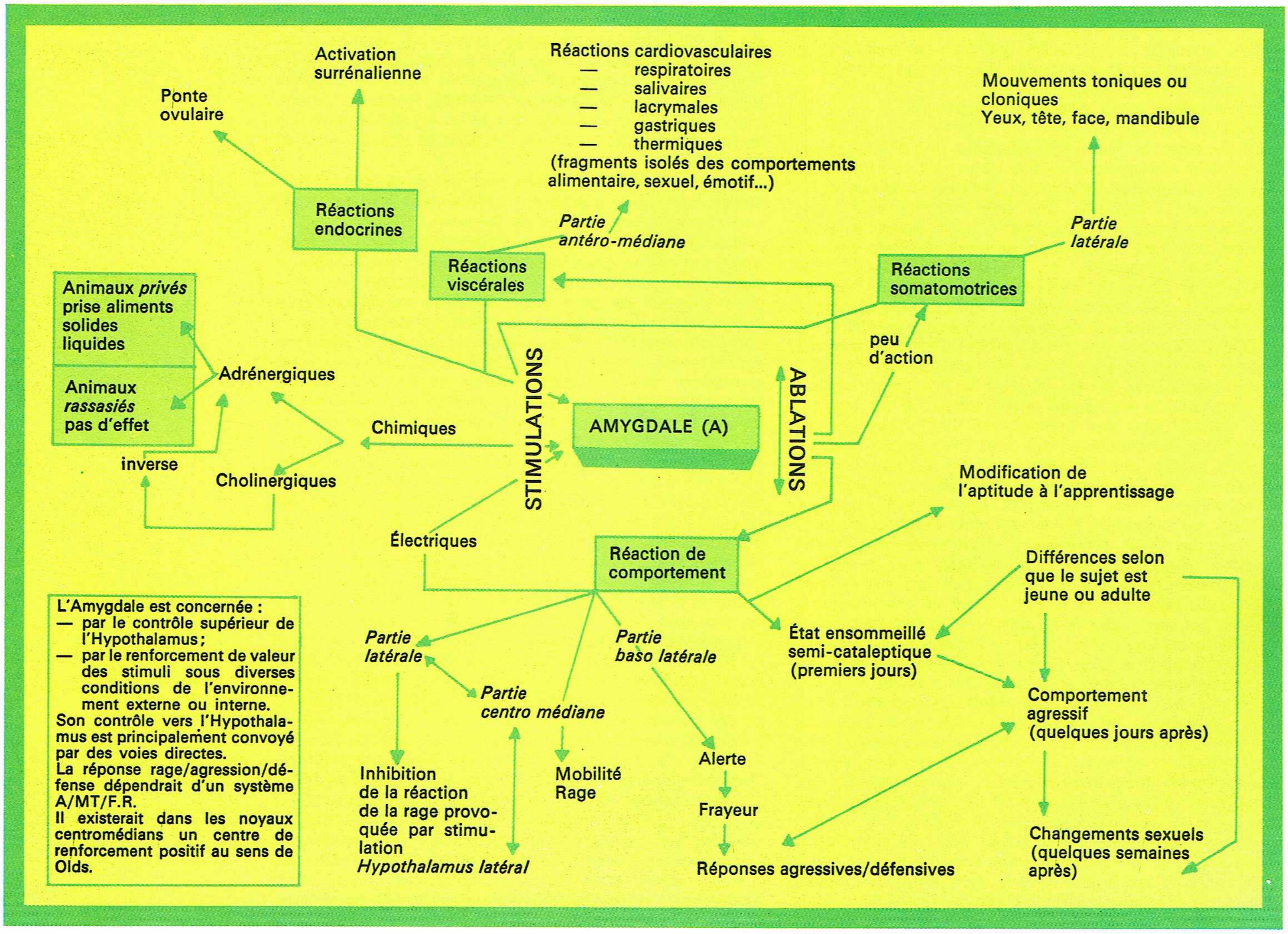


D. Richard

lèvres, de mastiquer, de saliver, d'avaler, mais lorsqu'il faudra analyser la *succession programmée* de ces activités (succession faute de laquelle le comportement alimentaire n'existera pas ou sera sans objet) et leur combinaison avec des éléments moteurs accompagnant presque obligatoirement le comportement alimentaire proprement dit (courir ou voler, tirer, effectuer des toilettes pré- ou postalimentaires, etc.) ainsi qu'avec d'autres éléments moteurs encore, appartenant à d'autres comportements.

Des expériences particulièrement significatives à ce sujet, et qui ouvrent de nouvelles perspectives, ont été réalisées sur l'opossum par Roberts et ses collaborateurs en 1967 : ces auteurs ont implanté des électrodes d'excitation en divers points de l'hypothalamus et étudié en cage les comportements des animaux ainsi appareillés mais libres de leurs mouvements. Les cages contenaient divers objets, ce qui permettait d'observer une gamme importante d'actes appartenant aux comportements de parade sexuelle, de morsure agressive de défense, d'alimentation, de toilettage, de bâillement, d'exploration et de fuite. Les actes manifestés après stimulation électrique sont semblables en forme à des actes moteurs naturels ; mais une stimulation définie peut produire diverses réponses en fonction des qualités de l'environnement ; celles de ces réponses qui nécessitent dans

▼ *Représentation schématique d'un exemple de complexe de régulation neurophysiologique de comportements.*



Richard Colin

l'environnement la présence d'objets vers lesquels elles sont dirigées ne s'expriment pas à la stimulation électrique utilisée si ces objets ne sont pas présents. Certaines réponses évoquées sont susceptibles de s'intégrer à d'autres comportements, non évoqués par la stimulation. Ces expériences mettent en relief la nécessité d'élargir le schéma de réseau nerveux évoqué plus haut, et de ne pas prendre en compte seulement des zones motrices spécialisées, dont l'effet est modulé par des zones concernées par le stockage d'informations sur l'environnement résultant d'expériences préliminaires réalisées dans le cadre naturel spécifique ou dans le cadre artificiel du laboratoire.

● *Milieu intérieur et hormones*

L'exemple du chant du pinson a servi à évoquer des modulations saisonnières de la capacité d'expression d'actes moteurs directement corrélés aux taux d'hormones sexuelles circulantes. Les activités de parade sexuelle et de copulation auraient pu apporter la même démonstration.

Il est maintenant classique d'affirmer que la castration d'un animal déprime ses capacités d'expression des comportements sexuels; en revanche, l'injection d'hormones sexuelles au castrat fait réapparaître ces capacités. Tous les physiologistes savent, en outre, que la sécrétion des hormones par les glandes périphériques (gonades, surrénales, mammaires, etc.) est sous la dépendance d'autres sécrétions hormonales propres à l'hypophyse (le lobe antérieur joue un rôle de premier plan à ce sujet), laquelle sécrète elle-même sous la commande de l'hypothalamus, qui se trouve lié anatomo-physiologiquement au plancher de l'encéphale. C'est donc, pour chaque hormone circulante, un ensemble cohérent d'organes (*axes* hypothalamo-hypophyso-gonadique, hypothalamo-hypophyso-surrénalien, etc.) qui est mis en cause. Il faut cependant se rendre compte de deux faits : il existe une certaine concentration anatomique des divers axes lorsqu'on se rapproche des régions céphaliques, mais une certaine indépendance fonctionnelle des cellules de chacun des axes dans les groupes cellulaires anatomiquement concentrés (l'hypophyse par exemple).

Cela dit, il faut souligner que, comme pour les réseaux nerveux, les problèmes de la commande endocrine des comportements sont très complexes.

— Chez le mâle de Mammifère, il est certain que la castration avant puberté suspend la mise en place du comportement sexuel; par contre, si la castration a été effectuée après la puberté, la copulation peut encore se produire pendant un certain temps après dépression totale du taux des hormones circulantes; puis, les capacités d'exprimer un comportement sexuel se réduisent en commençant par la suppression de la fin de la chaîne séquentielle. Plus on s'élève dans la série évolutive des Mammifères, et plus l'effet de la castration postpubertaire peut être faiblement apparent : alors que chez le rat, 33 % des sujets ne copulent plus après un mois et 45 % après deux mois, chez le chien, certains individus copulent encore après deux ans et chez le chimpanzé ou chez l'homme, il n'y a presque plus de perte de comportement. Toutefois, et c'est toujours ainsi que s'exprime l'effet de la suppression d'un des facteurs de l'équilibre animal/milieu, *la variabilité individuelle est devenue considérable,* d'autant plus d'ailleurs que le Vertébré étudié est plus évolué. Cette variabilité dans le cas présent peut être expliquée en grande partie par l'expérience accumulée par l'individu avant l'opération. A l'inverse, les réinjections d'hormones à des castrats font progresser la reconstruction de la réaction comportementale dans le sens de la séquence normale, aux variations individuelles près.

— En ce qui concerne les femelles de Mammifères, l'ablation ovarienne les rend inactives sexuellement, quelle que soit la place de l'opération par rapport à la puberté. Cependant, si la castration est effectuée pendant l'œstrus, le comportement sexuel persiste un certain temps à cause de la présence dans l'organisme de quantités résiduelles d'œstrogènes. Chez la femme, l'effet de l'ablation des ovaires n'est toutefois pas aussi complet, et, s'il y a diminution du désir sexuel, les comportements sont affectés de façon variable suivant les individus.

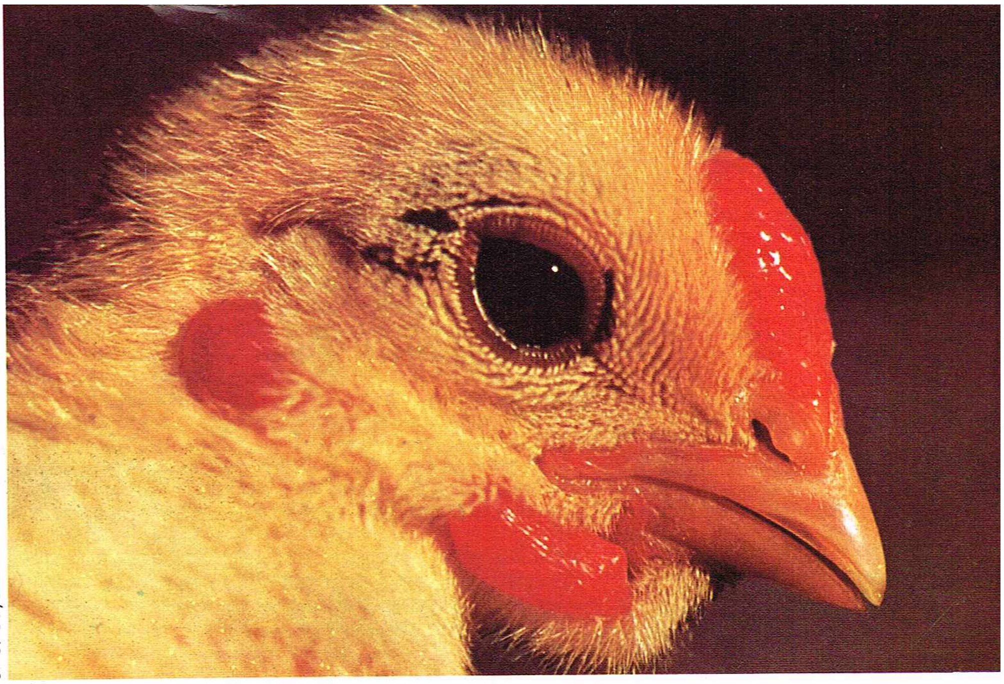
Il est utile de s'interroger sur la spécificité des hormones sexuelles vis-à-vis du sexe qui les produit en plus grande abondance. Dans la plupart des cas, l'injection d'androgènes à des castrats mâles ou femelles conduit à faire exprimer des comportements mâles, alors que l'injection d'œstrogènes les conduit à faire exprimer des comportements femelles. Cependant, il faut moins d'androgènes à un mâle qu'à une femelle pour obtenir ce résultat, comme si les seuils de réponse comportementale mâle à un androgène étaient moins élevés chez le mâle que chez la femelle. Si, par contre, on s'adresse à des animaux entiers et non à des castrats, la modification du comportement est beaucoup moins nette. Beach, en 1948, et Yaschine, en 1967, ont même montré que, dans certaines circonstances, les œstrogènes peuvent activer le comportement mâle chez les mâles ou les femelles, comme elles activent le comportement femelle normal chez les femelles; de même, les androgènes peuvent activer certains comportements d'une femelle : en effet, une femelle de rhésus traitée à la testostérone augmente le nombre de ses comportements d'initiation à l'accouplement, sans cependant devenir plus attractive pour le mâle et sans que la fréquence des copulations augmente.

S'il est possible de réactiver les castrats par injection d'hormones, il est également possible de faire apparaître les comportements sexuels chez des animaux qui n'y sont pas naturellement préparés : des sujets trop jeunes et immatures, des sujets dans leur phase saisonnière de repos, ou encore des sujets dans leur phase de sénilité.

On peut donc penser, et ceci est du plus haut intérêt, qu'*une partie au moins des schèmes moteurs du comportement sexuel existent très tôt chez l'individu, qu'ils sont susceptibles de perfectionnement par la répétition, et qu'ils nécessitent pour s'exprimer qu'un certain taux d'hormones soit présent dans le milieu intérieur de l'organisme.*

Il faut y ajouter que *le mâle comme la femelle possèdent les schèmes moteurs sexuels des deux sexes : un seul des groupes de schèmes est activé dans le cadre naturel de la détermination du sexe, mais après castration (donc retrait des hormones correspondantes) les deux types de schèmes peuvent s'exprimer, en fonction toutefois de l'expérience accumulée préalablement par l'animal.* Cela peut fournir quelques éléments d'explication de certains au moins des cas décrits d'homosexualité. Bien entendu, chez l'homme, il faut considérer que les comportements sont toujours fortement dépendants des conditions de l'environnement dans lequel se sont déroulées les expériences infantiles et juvéniles. Comme cela fut le cas plus haut, il est impossible d'expliquer la causalité des comportements en faisant appel à un ensemble trop restreint de facteurs et surtout en négligeant la référence à l'histoire de l'individu. Il faut ajouter enfin à ce qui vient d'être dit que les *séquences de comportement deviennent plus stables, précises et caractéristiques au fur et à mesure de leur déroulement. Dans une série d'actes, les premiers peuvent être peu marqués par une finalité spécifique, alors que les derniers ont une expression non équivoque.* Ainsi, la seule référence aux actes du début de la séquence sexuelle est insuffisante pour rapporter à l'un ou à l'autre sexe les actes observés.

S'il existe donc au moins une certaine spécificité des hormones sexuelles, on ne peut s'empêcher d'évoquer des suppléances possibles d'action. Une voie d'approche des mécanismes de ces suppléances est incluse dans les recherches de Rouger (1974) sur l'expression des



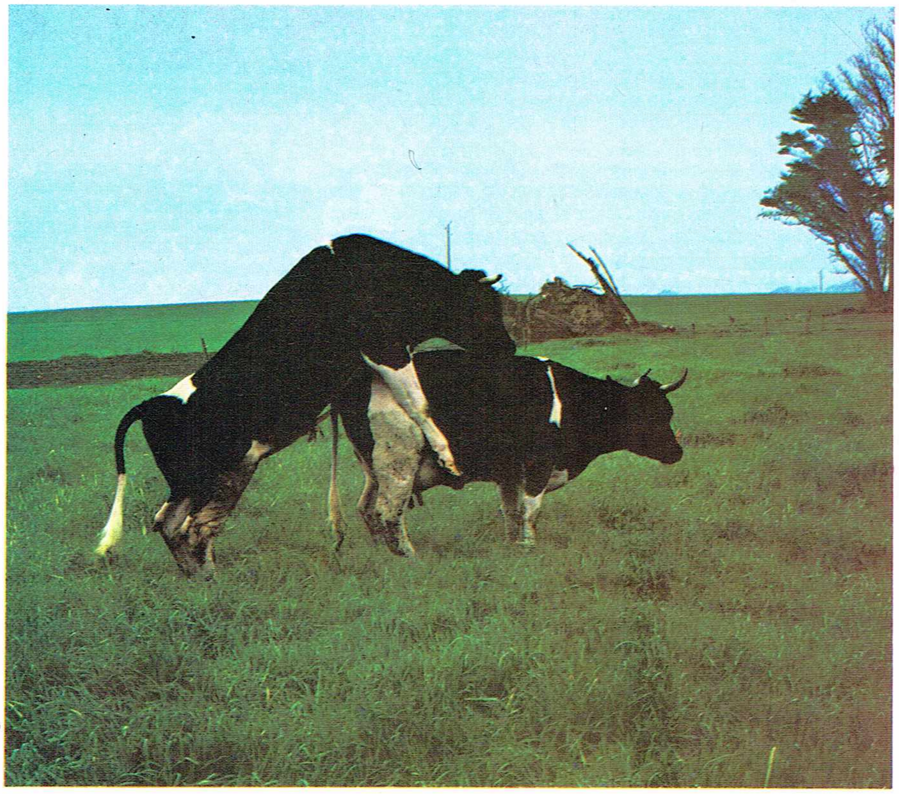
J.-C. Guyomarc'h

▲ ***La castration d'un animal déprime l'expression de ses caractères sexuels (comportement, caractères secondaires). En revanche, l'injection d'androgènes renforce cette expression. Pratiquée chez un jeune poussin, une telle injection cause la turgescence de la crête et des barbillons .***

comportements sexuels chez les Bovidés domestiques. Cet auteur constate de longs délais entre les maximums de concentration de testostérone dans le sang et les maximums d'expression du comportement sexuel. Mieux, au moment où le comportement sexuel est important, le taux de testostérone est devenu très faible. On peut donc penser que la testostérone n'agit pas elle-même sur les mécanismes moteurs du comportement sexuel, mais qu'elle met en marche des processus biologiques (sa transformation en composés actifs?), qui seraient plus directement impliqués. L'injection de divers métabolites de la testostérone affecte différemment les actes moteurs de la séquence sexuelle ou de ses corrélats (activité générale, flairage, chevauchement, saillie, comportement alimentaire, etc.). Cela, joint au fait que ces produits de métabolisation peuvent se retrouver dans diverses chaînes de stéroïdes, permet de comprendre que certains animaux castrés depuis longtemps sont, à un moment donné, susceptibles de manifester à nouveau des comportements sexuels.

trée au nid) sont sous la dépendance successive complexe d'hormones complémentaires : hormones hypophysaires, thyroïdiennes, gonadiques; ces hormones participent à la commande d'aiguillage des comportements.

A ce titre, les interactions mère/jeune chez le Mammifère sont fort intéressantes à analyser, l'espèce humaine ne pouvant se comprendre en dehors de la référence à ce schème. Le comportement spécifique de succion du jeune (progressivement élaboré en coordination pendant la vie fœtale) commande, par la voie hypothalamique de la mère, un réflexe hormonal qui aboutit à la sécrétion d'ocytocine par le lobe postérieur de l'hypophyse. Cette hormone déclenche à son tour le réflexe d'éjection du lait (qui passe alors de la glande mammaire proprement dite au mamelon) en même temps qu'elle stimule la sécrétion de la prolactine par le lobe antérieur de l'hypophyse. La prolactine, qui inhibe probablement la sécrétion des œstrogènes par l'ovaire (et contribue donc à suspendre les cycles de réceptivité sexuelle de la femelle), active aussi la production de lait par la glande mammaire. Le comportement de succion est renforcé en qualité discriminative et en quantité par la valeur alimentaire du lait...



Y. Rouger

▼ *Ci-dessous, à gauche, chez les Bovidés domestiques, Rouger a constaté qu'au moment où le comportement sexuel est important (ici, une monte de taureau), le taux de testostérone est devenu très faible.*



C. Bevilacqua

▲ *Chez les Mammifères, ci-dessus, à droite, une femelle de babouin et son petit, les interactions mère/jeune sont sous la dépendance successive complexe d'hormones qui participent à la commande d'aiguillage des comportements.*

Successions et synergies d'actions de diverses hormones

Brockway a montré qu'une injection d'œstradiol (avec ou sans progestérone) stimule le comportement orienté d'exploration du lieu de ponte chez les mâles comme chez les femelles de perruches (un peu moins facilement chez les mâles), que ces femelles soient vierges ou expérimentées (un peu moins facilement chez les vierges). En revanche, de grandes quantités de testostérone peuvent l'induire chez des femelles vierges, mais ce comportement est alors inorganisé, erratique.

La progestérone a un effet positif vis-à-vis du départ de l'incubation chez la tourterelle turque puisque, s'il existe un nid et des œufs dans la cage, l'injection de cette hormone induit le début de la couvaison (Lehrman). Lorsque cet effet est obtenu, c'est la prolactine qui maintient les comportements d'incubation, puis de réchauffement et de nourrissage des jeunes. Mais ce rôle de la prolactine ne semble pas direct : elle agirait plutôt par inhibition des sécrétions hormonales des gonades, ce qui laisserait aux stimuli provenant de la présence des jeunes la possibilité d'atteindre un seuil de commande suffisant pour maintenir le comportement parental normal (l'injection d'androgènes ou d'œstrogènes à des poules couveuses inhibe rapidement la couvaison). De la même manière, chez les Mammifères, la construction du nid et les soins généraux aux jeunes (réchauffement, regroupement, ren-

Systèmes de régulation du comportement

● *Régulation nerveuse*

L'expression d'un acte ne relève pas du seul problème de la commande de cet acte, que celle-ci soit d'ordre nerveux ou d'ordre endocrine. Il est nécessaire d'établir ici quelques-uns au moins des éléments de sa régulation.

Dès 1895, Mott et Sherrington, après avoir désafférenté le membre antérieur d'un singe par section des racines dorsales de la moelle, montraient que la patte n'était plus utilisée convenablement. La conclusion de ce type d'expérience est qu'un feed-back provenant de l'activité d'un membre est essentiel à la réalisation correcte des mouvements de ce membre. Cependant, on a pu montrer qu'un réapprentissage visuel peut être effectué sous contrôle visuel chez un singe ainsi opéré, ce qui laisse à penser que la régulation des activités motrices fines est réellement un phénomène en « boucle » dans lequel toutes les possibilités de la programmation motrice centrale et celles du retour d'informations doivent être intégrées. Tous les traités modernes de physiologie accordent maintenant la place qui leur revient à ces divers types de régulation (un de ces types, largement connu par de nombreux travaux dont ceux de Paillard, est la

boucle γ caractéristique du fonctionnement des muscles striés des Vertébrés).

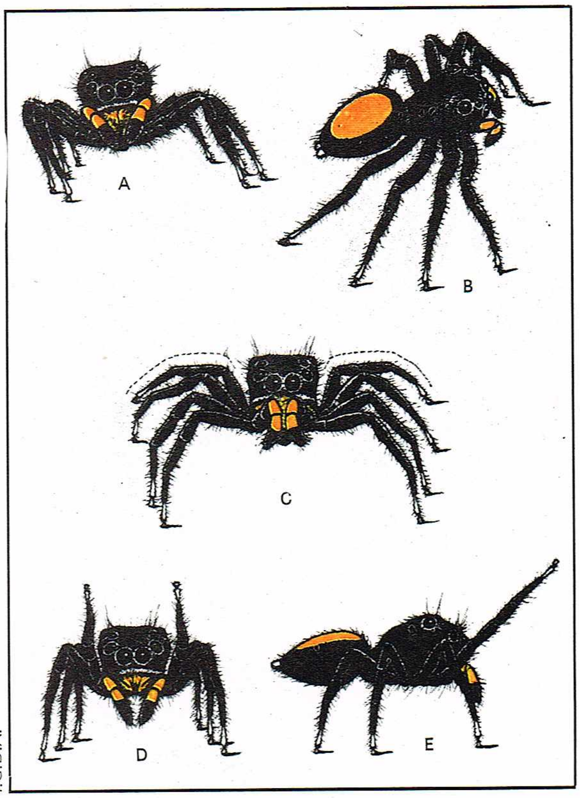
Ce type de feed-back, relativement simple, ne peut pas rendre compte de toutes les régulations. Von Holst et Mittelstaedt, dans leur *théorie de la réafférence*, ont voulu modéliser des étapes plus complexes. Dans le cadre de cette théorie, un « ordre » d'expression d'un programme moteur lancé par les réseaux nerveux laisserait au niveau de ces réseaux une « trace fonctionnelle » à laquelle se comparerait l' « image » du mouvement ou de l'acte en cours de réalisation, « image » qui peut se concevoir en termes nerveux grâce aux informations intégrées venant des propriocepteurs. Une identité de l' « ordre » et de l' « image » annulerait l'ordre ; une dissimilarité modifierait l'ordre dans le sens d'une augmentation ou d'une diminution jusqu'à similitude avec l'image. Cette hypothèse, d'inspiration cybernétique, se révèle fort utile comme modèle explicatif, bien qu'on ne connaisse pas sous quelle forme se réalise effectivement le rôle comparateur du système nerveux.

Chez des mâles, diverses régions préoptiques et hypothalamiques antérieures sont sensibles à la testostérone ; soulignons, en outre, que la spécificité d'action des œstrogènes et des androgènes vis-à-vis de la production de comportements femelle ou mâle n'est pas totale.

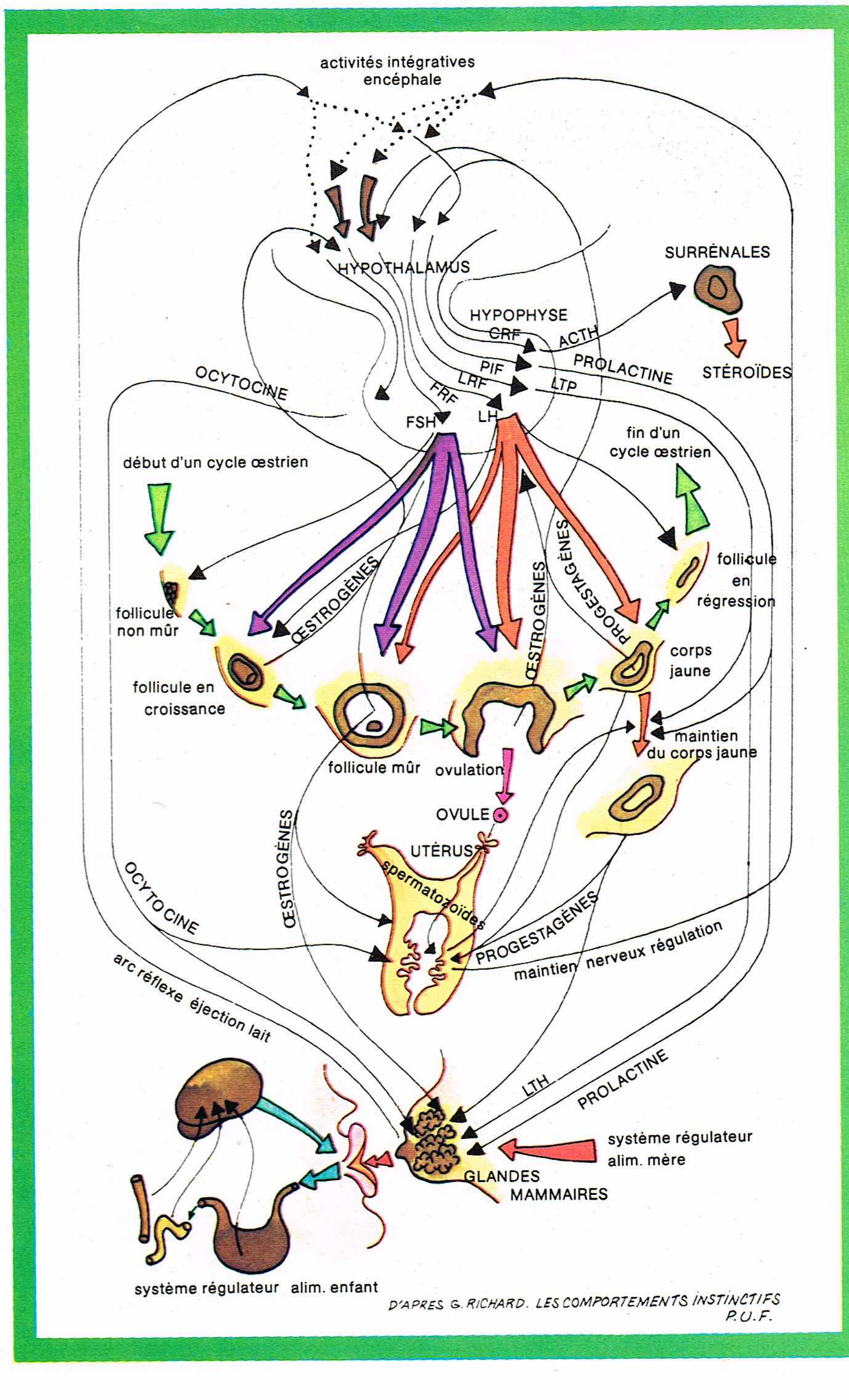
On sait actuellement peu de chose sur les mécanismes par lesquels les neurones de quelques sites privilégiés sont capables de transformer l'hormone en ordre nerveux propagé jusqu'aux réseaux de commandes motrices ; on ne sait guère mieux comment des hormones peuvent se potentialiser mutuellement. Si, chez les femelles de Vertébrés en particulier, œstrogène, progestérone, et prolactine combinent certainement leurs actions, cette combinaison réalisée expérimentalement n'a pas toujours les mêmes effets sur des espèces différentes, et il est très difficile de conclure.

A peu près tous les exemples analysés ci-dessus au niveau de la commande des comportements ont été choisis parmi les Vertébrés. Si les connaissances actuelles dans ce domaine sont moins abondantes pour les Invertébrés,

▼ A gauche, le mâle d'une Araignée Salticide* (Corythalia xanthropa) *utilisant diverses postures (A, B, oscillations du corps ; C, attitude de menace ; D, E, soulèvement des pattes antérieures et abaissement des chélicères et des pédipalpes) dans sa parade sexuelle devant une femelle lorsque sa maturité génitale est totale. A droite, schéma simplifié de la régulation neuro-endocrine des cycles ovariens, de la gestation et de la lactation chez la femelle de Mammifère. L'ensemble agit sur les comportements.



I.G.D.A.

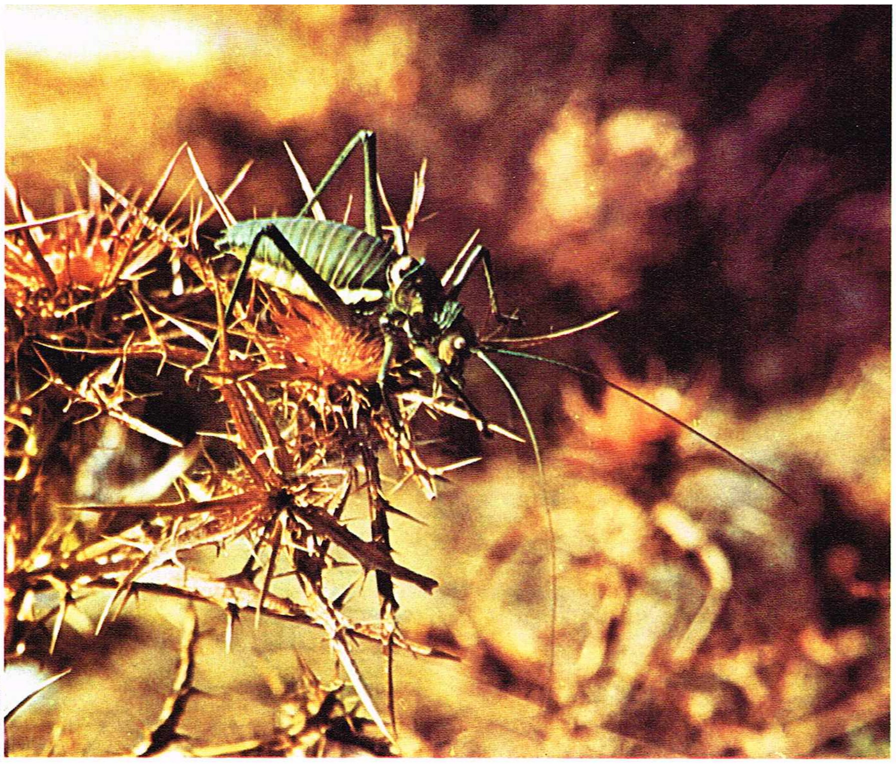


redessiné Richard Colin

- *Intercorrélation neuro-endocrine*

Le système nerveux central est susceptible d'agir sur les zones hypothalamiques où se trouvent émis les neurosécrétats qui agiront sur les axes hypothalamo-hypophysoglandulaires. En revanche, les hormones sécrétées aux divers étages peuvent agir soit sur les mécanismes nerveux périphériques (moelle, organes des sens), soit sur les centres supérieurs.

Harris, en 1958, a implanté des cristaux d'œstrogènes dans l'hypothalamus postérieur de chattes au repos sexuel ; ces chattes ont développé des comportements sexuels (chaleur comportementale) non accompagnés de transformations physiologiques (repos ovarien). Placés sous la peau ou dans une autre région de l'encéphale, les cristaux n'induisent pas de comportement sexuel. L'implantation d'œstradiol dans les régions préoptiques médiobasales et dans les régions hypothalamiques antérieures de rattes au repos a les mêmes effets (Lisk, 1962). Il s'agit bien, sur ces structures, d'un effet spécifique de l'hormone, puisque diverses autres implantations (même de progestérone) ne produisent pas les mêmes résultats (Palka, 1960). Flerko, en 1962, en greffant des ovaires dans l'hypothalamus antérieur de rattes, a montré que même les sécrétions biologiques sont efficaces et que diverses structures sous-corticales se révèlent sensibles aux œstrogènes à la manière de chémorécepteurs.



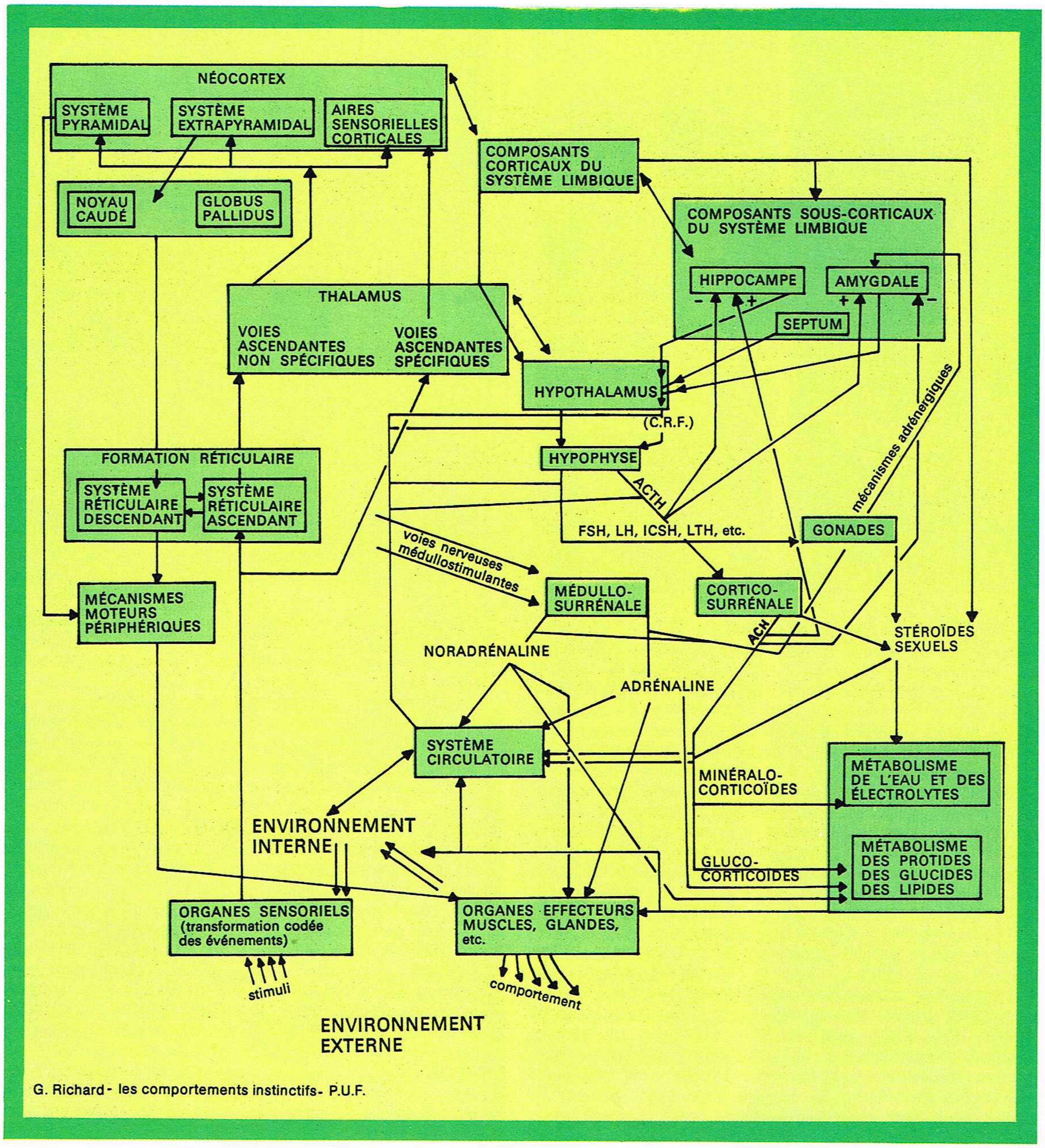
D. Richard

▲ *Les travaux de l'école Huber prouvent qu'il est possible, par excitation électrique de centres nerveux, de mimer des comportements comme ceux du chant des Orthoptères. Ici, une éphippigère (Orthoptère) chantant.*

il n'en reste pas moins que les recherches des entomologistes vont dans le même sens que celles dont il vient d'être question. Les travaux de l'école Huber prouvent qu'il est possible, par excitation électrique de centres nerveux, de mimer des comportements comme ceux du chant des Orthoptères ; que l'excitation électrique peut se combiner avec l'excitation biologique ; que les « centres » impliqués ne sont pas spécifiques d'un comportement mais sont inclus dans des réseaux ; que des mécanismes rétroagissants interviennent dans la régulation des comportements ; que des mécanismes endocrines règlent la mise en place de comportements ; que des feed-back endocrines ou humoraux jouent un rôle régulateur par action dans les réseaux nerveux.

L'environnement

Dans tout ce qui précède, l'observation des comportements de l'animal a été effectuée avec une volonté de recherche des caractérisations possibles de ces comportements dans un but descriptif, comparatif et évolutif. Les moyens neuro-endocrines de la commande et de la coordination ont été évoqués, mais nous les avons reproduits un peu comme l'homme primitif représentant des êtres vivants sur les parois de sa caverne : sans tenir compte de l'environnement dans lequel ils vivaient. Il faut dire que cette tendance s'est longtemps maintenue :



G. Richard - les comportements instinctifs - P.U.F.

▶ *Représentation schématique des principales voies neuro-endocrines impliquées dans la régulation du comportement interindividuel des Vertébrés.*

« On ne voyait jadis dans l'environnement rien de plus que le lieu dans lequel les animaux et les hommes agissaient. Certes, il pouvait arriver qu'ils agissent de façon différente dans des milieux différents, mais non parce que les milieux étaient différents. L'environnement était là comme une scène indispensable, propre peut-être à favoriser ou à entraver le comportement, mais il n'en déterminait ni la fréquence ni la forme. » (Skinner)

Rapports avec la fréquence des comportements

Une chose est certaine pour qui observe des êtres vivants : c'est la récurrence de leurs activités. Les comportements réapparaissent régulièrement dans le temps et généralement en simultanéité de phénomènes, eux-mêmes cycliques, de l'environnement : nycthémère, saisons, etc.

C'est ainsi que le plancton monte le soir vers la surface de la mer, stationne vers minuit de manière passive, puis commence à descendre au matin pour atteindre, avant la fin de la matinée, un palier de stationnement spécifique d'où les animaux repartiront le soir.

L'abeille se retrouve aux sources de nourriture à la même heure chaque jour. Certains moustiques montrent un pic d'activité au lever et un autre au coucher du soleil ; ces heures sont spécifiques : les nuages de moustiques étudiés par Corbet en forêt équatoriale se succèdent par populations monospécifiques de manière très régulière.

Beaucoup de Poissons pondent au crépuscule, d'autres au petit jour ; le grunion des Américains pond, lui, à une période bien déterminée des phases de la lune ; c'est aussi le cas de certains Vers marins néréidiens (palolo).

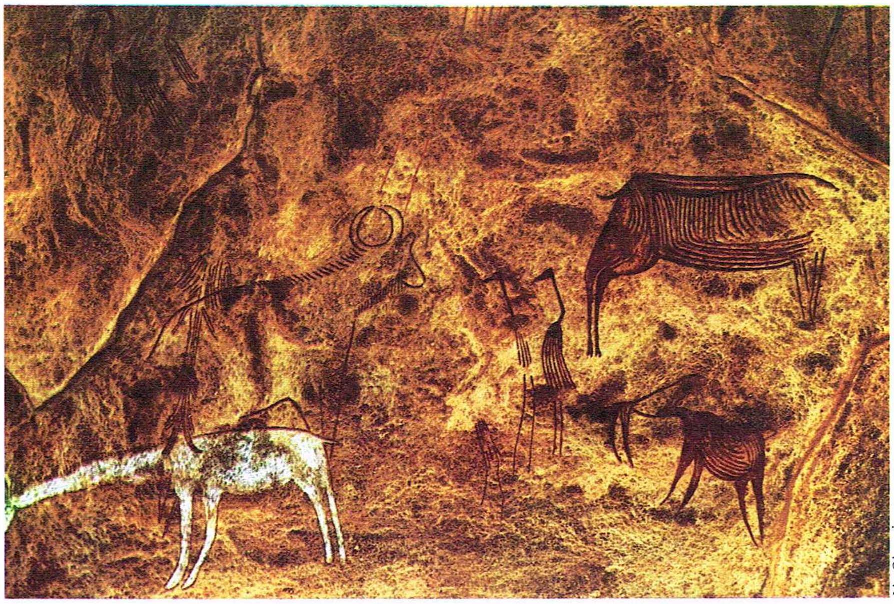
Les Oiseaux de nos pays pondent chaque printemps, et beaucoup d'espèces ont hiverné sous les tropiques.

Cependant, une étude très précise montre qu'il faut se référer à une synergie de manifestation de facteurs abiotiques dans l'environnement plutôt qu'à un seul facteur : les relevés de chasses nocturnes montrent bien que les vols estivaux de reproduction des Insectes aquatiques, des Lépidoptères, de certains Coléoptères ont lieu à des périodes caractérisables par le complexe des lunaisons, des alternances nycthémérales de lumière, de température et d'hygrométrie, des variations complexes de l'ionisation et de la pression atmosphérique.

En général, il faut souligner que les animaux d'une même espèce montrent à peu près les mêmes caractéristiques de corrélation de leurs comportements avec les facteurs de l'environnement. Mais les facteurs de l'environnement terrestre sont variables selon les lieux géographiques où on les observe, et c'est à l'intérieur des populations dans des biocénoses particulières que se remarquent les meilleures coordinations temporelles des individus. Là aussi, la pression sélective de l'évolution n'a maintenu que les animaux capables des coordinations temporelles qui permettaient la rencontre des sexes, la rencontre des prédateurs et des proies, etc.

Des cycles de comportement peuvent justement, par l'intermédiaire et au-delà des individus, affecter des populations entières : un cycle de quatre ans affecte les lemmings dans la toundra ; un cycle de deux ans affecte les lapins des régions septentrionales nord-américaines. Ces cycles sont marqués par des *émigrations,* qui suivent des pullulations d'animaux et se présentent alors comme des « soupapes » éco-éthologiques.

Il est manifeste, lorsqu'on observe la corrélation entre les comportements et les variations des facteurs abiotiques de l'environnement, que certains éléments de cet environnement semblent jouer préférentiellement le rôle de synchronisateurs : par exemple, le lever du jour et la tombée de la nuit. Mais pour un même animal, cette synchronisation peut être variable dans le cycle saisonnier : pour le campagnol roux, étudié par Durup et Saint-Girons, la remise à l'heure, matinale en été, s'effectue immédiatement après le coucher du soleil en hiver. Si le problème de savoir où se trouvent les « horloges » n'est pas totalement résolu, il est certain cependant, comme précédemment, que l'expression d'une activité rythmique liée aux variations du milieu ne peut être qu'une synthèse complexe d'actions et de réactions enchaînées. A ce sujet, les problèmes ne sont pas simples : le géotrupe présente une activité rythmique bimodale en lumière alternante, unimodale en lumière continue ; les chenilles d'*Halisidota* élevées au laboratoire sous un éclairement rythmique 12 h/12 h sont actives le jour à 5 °C, la nuit à 23 °C, le jour et la nuit à 10 °C. Beaucoup d'Insectes aquatiques nagent le jour et volent la nuit.



N. Cirani

▲ ***Les représentations graphiques et picturales sur les parois des cavernes (ici, en Tanzanie) montrent que l'homme primitif représentait des êtres vivants sans tenir compte de l'environnement où ils vivaient.***

Un élément intéressant est fourni par l'étude de l'ontogenèse. Chez la plupart des Vertébrés, le jeune est un être vivant polyphasique. De courtes phases d'activités succèdent rapidement à de courtes phases de repos, les critères du passage des unes aux autres étant parfois assez flous comme l'ont signalé les psychologues de l'enfant (Gesell, Piaget). Ces alternances de phases semblent liées aux événements métaboliques de l'organisme et non pas aux événements du milieu extérieur, encore que la mère ait pu donner pendant la gestation au jeune une certaine expérience de certains au moins de ses rythmes propres réglés directement sur l'environnement. Progressivement, s'établit un système rythmique d'activité similaire à celui de l'adulte. De jeunes hamsters de 10 jours (encore au nid) présentent une activité locomotrice qui s'étend sur tout le jour et sur toute la nuit de l'animal. Elle s'exprime par des bouffées successives, séparées par des moments de repos d'un quart d'heure environ : le rythme est polyphasique, et le nombre des déplacements diurnes dépasse parfois celui des déplacements nocturnes. Une brusque augmentation de l'activité sans changement de répartition se manifeste les 14e et 15e jours (ouverture des yeux). C'est entre le 17e et le 21e jour que, sans transition nette, l'activité nocturne croît fortement, alors que l'activité diurne croît légèrement, établissant le schéma du rythme diphasique de l'adulte.

Il en est de même chez l'enfant humain, d'abord polyphasique, qui devient monophasique en parallèle avec le développement de la corticalité. Buhler et Helzer constatent durant la première année, chez l'enfant occidental, une diminution du nombre des périodes de sommeil ininterrompues : de 12 à 6, et une augmentation de leur durée moyenne sans qu'il y ait diminution de la durée totale du sommeil. En même temps, s'observe une tendance au regroupement des périodes de repos pendant la phase obscure du nycthémère. Une périodicité jour/nuit indépendante des heures de repos commence à se manifester au cours de la 2e semaine de la vie. Le développement du cycle veille/sommeil devient apparent de la 4e à la 18e semaine ; dans le groupe de 5 à 8 mois, le rythme est bien établi. Durant la seconde année, la répartition des repas n'a plus d'influence. Une analyse ontogénétique plus fine de ces problèmes permet de montrer qu'en réalité, la rythmicité des comportements de l'adulte établie sous l'influence des actions de l'environnement n'efface pas totalement les rythmicités du jeune. Elle permet également de montrer comment ces comportements du jeune sont en continuité avec ceux de l'embryon. De plus, et nous retrouvons ici encore des problèmes déjà évoqués à propos du programme génétique, même les rythmes dits « endogènes » manifestent une certaine plasticité d'expression qui les prépare à s'accorder sur les effets de l'environnement.



J.-C. Guyomarc'h

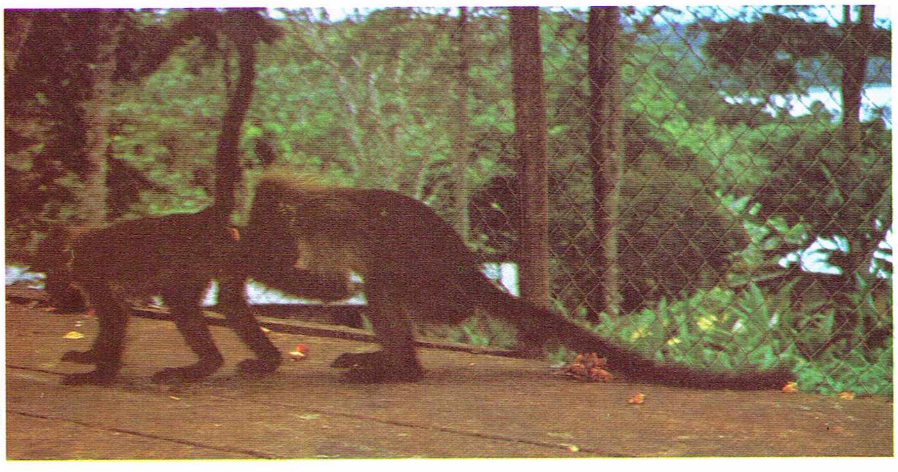
▲ *La prise d'orientation dans l'environnement de ce jeune poussin est provoquée par l'émission sonore de la poule couveuse.*

Il faut probablement chercher les mécanismes d'interaction avec l'environnement au niveau des régulations neuro-endocrines des comportements. Chez de nombreux Poissons, Oiseaux et Mammifères, l'accroissement de la longueur des jours à la fin de l'hiver et au début du printemps est suivi d'un accroissement pondéral et fonctionnel des gonades, lequel prépare la mise en place successive des comportements migratoire, territorial, sexuel et parental.

Baggerman a montré, en 1957, que des épinoches capturées en fin de saison estivale et soumises à une périodicité stable d'éclairement de 8 h de jour et de 16 h de nuit, à 20 °C, ne rentrent jamais en phase reproductrice, même si l'on maintient ce régime pendant 2 ans. Par contre, l'exposition à une longue photopériode (16 h de jour, 8 h de nuit, à la même température) leur permet d'atteindre la maturité sexuelle en 2 à 4 semaines. Chez les Poissons et les Oiseaux, d'autres facteurs de l'environnement que la lumière peuvent jouer : la température, la présence de matériel de nidification, la présence du partenaire sexuel ou du jeune jouent un rôle certain dans la mise en route et le fonctionnement de diverses fonctions hormonales, et partant, de divers comportements. Ces diverses actions transitent par l'intermédiaire des organes visuels ou des organes olfactifs : l'odeur de la femelle en œstrus est un puissant dynamisant sexuel pour les mâles de Mammifères; de la même manière, des émissions de substances dans le milieu extérieur (phéromones) jouent souvent un rôle très important dans la dynamique sexuelle de beaucoup d'espèces. A l'inverse, l'odeur d'un mâle étranger parvenant à une femelle de souris qui vient d'être fécondée par un mâle de son groupe peut bloquer instantanément l'implantation de l'ovule (Bruce et Parrot, 1960), comme peuvent le faire divers stimuli de l'environnement.

Ainsi, des actions très diverses de l'environnement, recueillies par les divers récepteurs de l'animal et transférées jusqu'aux effecteurs endocrines par des voies qui ne sont pas toujours anatomiquement bien connues dans leur détail, permettent une organisation progressive des comportements. Ces actions, depuis longtemps distinguées par les éthologistes, ont reçu le nom d'*effet primaire,* ou *primordial (priming effect)*. En réalité, elles préparent l'organisme à l'action; elles lient ses niveaux d'activation aux rythmes et aux cycles de l'environnement, et, comme elles subissent à leur tour la rétroaction des comportements qu'elles ont permis, l'ensemble reste caractéristique d'une dynamique fort précise.

▼ *L'émission d'odeurs ou de substances chimiques joue un rôle très important dans la dynamique sexuelle de beaucoup d'espèces; ainsi l'odeur de la femelle en œstrus est un puissant dynamisant sexuel pour ce mâle de cercopithèque.*



A. Gautier

Rapports avec la forme des comportements

● *Orientation du comportement*

Un des aspects fondamentaux de cette forme réside dans le sens du vecteur qui lie un événement de l'environnement à l'animal qui se comporte, dans cet environnement, en corrélation temporelle avec l'événement considéré. Il était tentant, au siècle de l'interprétation mécaniste, de considérer que ce qui est fondamental est primitif; ce piège, dans lequel est tombée la théorie des tropismes, a fait interpréter l'orientation (et particulièrement l'orientation vers...) comme un mouvement automatique, irrémédiable, uniquement lié à des variations du tonus musculaire en réponse aux variations de la dissymétrie d'excitation des récepteurs d'un animal à symétrie bilatérale.

En réalité, ce phénomène d'orientation est une dimension incluse à tous les comportements, comme l'a bien souligné Lorenz *(Taxiskomponente)*. Le prédateur s'oriente vis-à-vis de sa proie, qui s'oriente elle aussi vis-à-vis du prédateur; les partenaires sexuels s'orientent l'un vis-à-vis de l'autre; les combattants ne sont pas répartis au hasard l'un par rapport à l'autre; la poule qui promène des poussins, la guêpe qui creuse un nid dans le sol, l'animal qui se toilette, celui qui regagne son gîte, tous effectuent des mouvements qui expriment des orientations préférentielles, souvent très stables, dans leurs modalités d'expression. C'est cette stabilité qui fait que l'animal sauvage n'utilise pas toute l'aire dans laquelle il s'établit, mais plutôt, comme l'a fait remarquer Hediger, certains points préférentiels à des moments qui sont toujours les mêmes (*système espace-temps* de l'exploitation du territoire). Mais il faut préciser ce que sont les facteurs permettant la prise d'orientation dans l'environnement et leur rôle dans la mise en place et le maintien des comportements.

Une première remarque s'impose. Elle a été bien formulée par Verheijen (1960), qui met l'accent sur l'hétérogénéité de la distribution angulaire des intensités d'un même facteur autour d'un animal dans la nature. Si l'on assimile l'animal à un point de l'espace, qu'on mesure la luminosité autour de lui dans toutes les directions puis qu'on figure chaque mesure par un vecteur, on obtient (pour un moment donné), en joignant les extrémités des vecteurs, une surface complexe, irrégulière, fonction de l'encombrement du milieu, des réflexions possibles, des couleurs des supports, etc. Verheijen désigne du nom de « pomme de terre » cette surface complexe. Si l'on se place d'un point de vue éco-éthologique intégré, on doit penser que la « pomme de terre » d'un moment donné change aux moments suivants (le passage d'un nuage devant le soleil diminue plus fortement l'intensité lumineuse directe que la réfléchie); on doit aussi penser que l'animal n'est que rarement assimilable à un point, même pour l'observateur humain, et que cela distord considérablement la surface de la « pomme de terre »; enfin, il faut envisager que chaque animal est simultanément enfermé dans le milieu par plusieurs « pommes de terre ». Si l'on ajoute à cela que certains des facteurs physico-chimiques susceptibles de provoquer des réponses de placement ou d'orientation sont des facteurs à gradients (facteurs chimiques affectant les récepteurs de type olfactif ou gustatif), d'autres des facteurs à directivité stricte (courants électriques, courants aériens, courants d'eau), d'autres enfin mixtes (lumière, température, tourbillons d'air ou d'eau, etc.), on complique considérablement les appréciations de causalités de comportements, mais on se rapproche du réel.

L'école de Perttunen a montré expérimentalement qu'un Crustacé comme la ligie vit normalement dans les crevasses de rochers battus par la mer, mais sort des anfractuosités sous l'effet combiné de la lumière (phototropisme positif), de la température (thermotropisme négatif), de l'humidité (hygrotropisme positif) et de ses états



Bruce Coleman - C. Ott



D. Richard

◀ *A gauche, le pluvier est un migrateur qui navigue de manière très stricte au cours de ses grands déplacements A droite, une migration de canards.*

physiologiques alimentaires. Fortement photogéonégative en atmosphère humide, elle l'est moins après 15 minutes de dessèchement; après 3 heures, les réactions sont indifférentes à la lumière; après 4 heures, les animaux qui ne sont pas morts sont fortement photopositifs. Là, comme précédemment, il faut insister sur le fait que dans la nature ces réactions d'orientation variables en intensité et en direction ont joué dans les possibilités de survie des animaux, réalisant des complexes de comportements adaptés dans l'environnement. Cela prouve, comme il a été indiqué dans l'introduction, que les barrières hiérarchiques élevées entre les réflexes, les taxies et les instincts sont de fausses barrières. *C'est, à tout moment, l'ensemble des capacités de comportement de l'animal qui interagissent avec l'ensemble des situations du milieu.*

Si dans beaucoup de cas la réponse à la lumière est plus mobile en fonction des autres conditions, c'est peut-être, comme le soulignaient Fraenkel et Gunn en 1940, parce qu'elle est en général *dans la nature* moins souvent la cause de catastrophes métaboliques que les facteurs comme la température ou le degré hygrométrique; elle peut alors jouer le rôle de stimulus directeur permettant d'échapper à ces catastrophes.

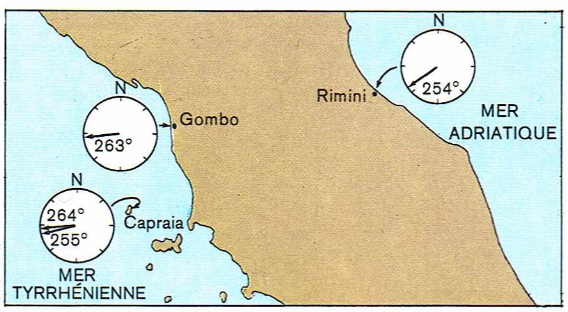
Vowles, en 1953, a émis l'hypothèse de l'existence dans le système nerveux (?) de l'animal de « centres taxiques », qui correspondraient chacun à un facteur d'orientation et s'influenceraient réciproquement, atteignant ainsi une espèce de régulation des orientations prises par l'animal dans l'environnement. En transposant la notion de « centres » (concept qui est bien dans l'optique des années 1950) sur une notion plus dynamique de *réseaux,* l'hypothèse de Vowles peut être conservée comme modèle des interactions de stimulations qui se traduisent par des positionnements résultants.

Cependant, beaucoup d'animaux utilisent autrement l'environnement pour leur positionnement qu'à travers une synthèse des actions de facteurs physico-chimiques simples. En particulier, le problème de la régulation des déplacements orientés à longue distance a souvent retenu les chercheurs. Par ailleurs, beaucoup de travaux ont été effectués en vue de préciser la manière dont une orientation prise à un moment donné par un animal peut se conserver en « mémoire » pour être réutilisée dans un comportement ultérieur (retour des fourmis ou des abeilles à la colonie, retour des Hyménoptères nidificateurs solitaires au nid, retour des pigeons, des Rongeurs, des Oiseaux ou des Poissons migrateurs, etc.).

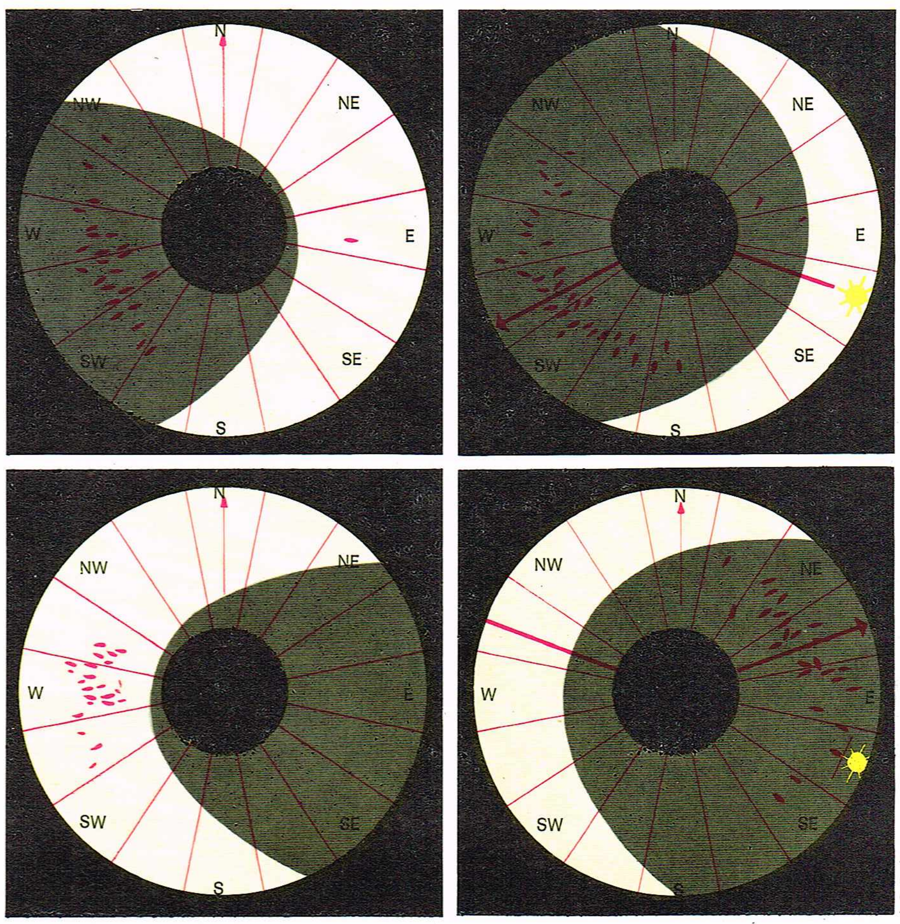
Les problèmes de la détermination des repères qui guident cette orientation et des moyens de contrôle de sa réalisation ont retenu tout spécialement les auteurs :

— des repères locaux topographiques ou géographiques, des repères lointains (souvent astronomiques), des indices proprioceptifs, des sensibilités mal définies (magnétisme, appréciation des forces de Coriolis) sont parmi les plus fréquemment invoqués;

— le « pilotage », c'est-à-dire la recherche au hasard (ou de manière systématique) de repères simples connus et à partir desquels les animaux se dirigent, l'« orientation directionnelle » (la recherche et le maintien d'une direction sans point de référence connu), la « navigation » (l'établissement d'une route en référence au but en faisant le point en cours de trajet) : tous ces moyens sont successivement employés si nécessaire par les animaux,



I.G.D.A.



I.G.D.A.

▼ *A gauche, démonstration schématique de la façon dont les talitres (puces de mer), récoltées à Gombo et transportées soit à l'île de Capri, soit à Rimini, s'orientent de la même manière par rapport aux points cardinaux. Cependant, celles de la mer Tyrrhénienne vont vers l'eau; celles de la mer Adriatique vers le sec. A droite, orientation des talitres récoltées sur une plage bordant une mer au sud, face à la lumière solaire (en haut, à gauche) et à une lumière artificielle fixe (en bas, à gauche); aux mêmes heures, l'angle entre la direction de fuite et celle de la lumière est, dans les deux cas, le même. Ci-dessous, la même expérience exécutée au moyen d'un miroir.*

▶ *On a disposé en dehors de la coupe du nid d'une poule couveuse deux œufs : le petit est un de ceux qu'elle a pondus, le gros est un autre œuf de poule. Elle choisit pratiquement toujours de ramener sous elle d'abord le gros œuf qui peut ainsi être interprété comme le plus attractif* (stimulus supra-normal).



J.-C. Guyomarc'h

mais un seul peut leur suffire. A ce sujet, la confusion qui s'était instaurée pendant longtemps dans les explications tenait seulement au fait que les conditions des expérimentations n'étaient pas toujours comparables.

Un des corrélats fondamentaux de l'orientation prise par l'animal dans son environnement se trouve dans la mise en mémoire des critères du milieu ayant permis cette orientation. Dès la fin du siècle dernier, Forel avait mis en évidence une orientation des fourmis sur leurs pistes de récolte pour laquelle le trajet « retour » dépendait du trajet « aller ». Les analyses sont maintenant plus précises. Pour beaucoup d'Insectes, on a démontré le rôle de repères géographiques proches ou de repères sidéraux dans cette correspondance. Chez tous les Hyménoptères nidificateurs, la femelle quittant son nid effectue un vol stationnaire de localisation et d'orientation qui assure la mémorisation à terme de tous les aspects fondamentaux de l'environnement et qui permet, au retour, d'atterrir juste à l'emplacement du nid, même si celui-ci a « disparu » aux regards de l'homme. Couturier et Robert ont montré qu'après leur éclosion, les femelles de hanneton commun se dirigent vers des zones boisées en fonction d'une réponse à des silhouettes de groupes d'arbres profilées sur l'horizon ; après l'achèvement de la phase alimentaire sur les arbres et la maturation concomitante des ovaires, les femelles effectuent un vol de retour en s'orientant à l'inverse sur les mêmes éléments.

● *Configurations signifiantes ?*

Dans beaucoup de comportements, cette forme du mouvement liée à divers facteurs de l'environnement est peut-être moins nette. C'est le cas de l'expression de la plupart des schèmes moteurs spécifiques dont il a été question plus haut. Un des exemples historiques souvent cité est celui du « ramener de l'œuf au nid » par l'oie grise (Lorenz). Si l'expérimentateur retire un œuf de la coupe du nid et le place au sol à portée de l'Oiseau qui couve, celui-ci, sans se relever, étend le cou, passe le bec derrière l'œuf et, d'un mouvement régulier stéréotypé de retrait du cou, le ramène sous lui. Si l'œuf est retiré à nouveau lorsque le mouvement de rentrée du cou a commencé, celui-ci s'effectue complètement à une vitesse relativement constante, le bout du bec se déplaçant dans un plan quasi horizontal (c'est la composante « fixe », l'*Erbkoordination* de ce comportement). Par contre, si on rend le substrat rugueux ou si on remplace l'œuf par un modèle difficile à rouler, le mouvement de rentrée s'accompagne d'oscillations du bec qui compensent les irrégularités du « roulage » de l'œuf (c'est la composante taxique, la *Taxiskomponente*).

Des mesures précises seraient nécessaires pour analyser plus à fond l'intrication complexe des deux composantes. Néanmoins, cet exemple nous conduit à souligner que, pour l'oie qui couve, l'œuf a une valeur particulière qui se lie au mouvement de ramener ; comme pour l'épinoche mâle possesseur d'un nid, la femelle prend une valeur particulière qui se lie à la danse en zigzag, prélude à la ponte ; comme pour le putois affamé, le rat qui bondit prend une valeur particulière qui se lie à la course poursuite du prédateur.

Beaucoup de comportements pourraient ici être cités en exemple ; tous montreraient que le rôle de l'environnement ne se réduit pas au réglage de leur seule composante directionnelle.

Les objectivistes ont recherché :

— s'il existait des rapports spécifiques entre certaines situations et des activités du type schèmes moteurs ;

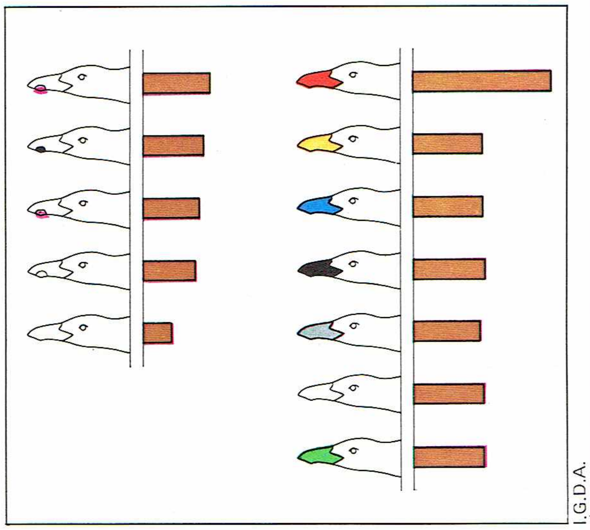
— si certains éléments de ces situations se trouvaient préférentiellement porteurs de l'efficacité à ce titre ;

— si ces éléments restaient distincts ou s'ils se groupaient en configurations signifiantes.

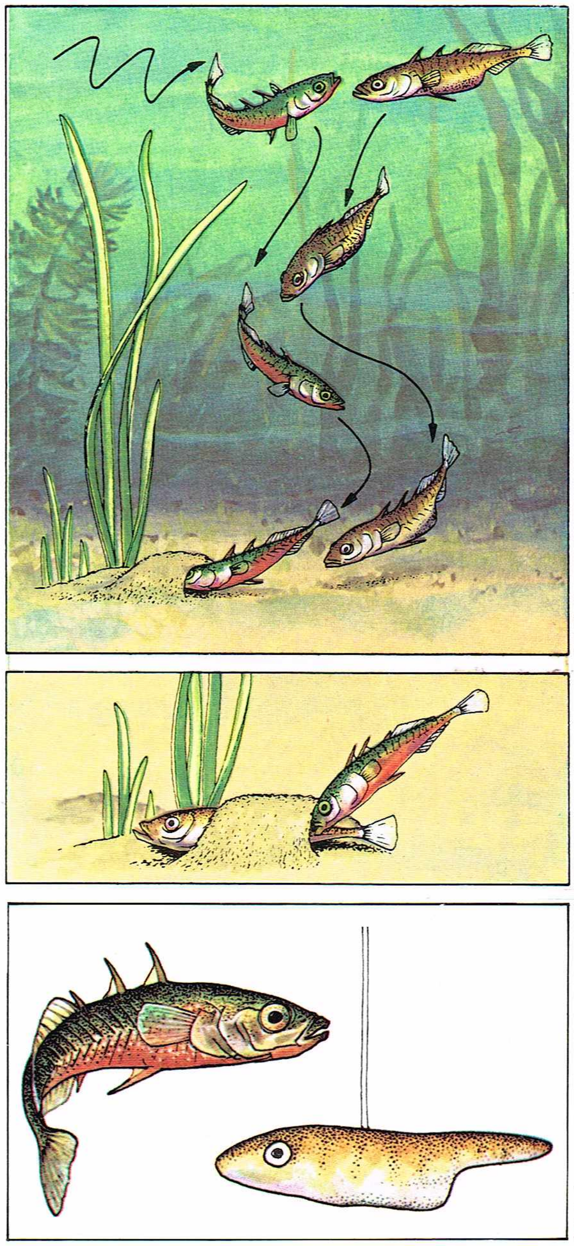
C'est particulièrement dans cette recherche que la méthode des *leurres* a révélé son efficacité : il s'agit, à partir de reconstructions partielles du milieu, de tester l'intensité des comportements de l'animal. En 1932, Tinbergen a montré, sur l'épinoche, avec des leurres dont l'un est figuré page ci-contre, que la posture tête en bas et la couleur rouge en position ventrale déclenchent souvent des attaques de la part d'une épinoche mâle, alors que la posture tête en haut et ventre argenté gonflé déclenche souvent des comportements de cour de la part du même mâle.

De la même manière, on a pu démontrer que pour le jeune goéland, le leurre le plus efficace vis-à-vis de l'induction du comportement de quémande alimentaire

▶ *Leurres utilisés par l'école de Tinbergen pour découvrir quels éléments de la tête du parent ont une valeur « déclenchante » de la quémande du jeune goéland.*



I.G.D.A.



I.G.D.A.

◀ ***Après avoir établi un territoire et y avoir construit un nid, le mâle de l'épinoche effectue (en haut) une « danse en zigzag » devant la femelle, après quoi (au centre), celle-ci rejoint le nid où elle pond. L'école de Tinbergen a étudié, grâce à des leurres (en bas), les stimuli déclencheurs des comportements agressifs vis-à-vis des mâles, et ceux des comportements sexuels vis-à-vis des femelles.***

était une forme oblongue ou en baguette d'environ 9 mm d'épaisseur, tenue verticalement, en mouvement horizontal à une fréquence de 80 balancements par minute, en contraste avec le fond (cette forme est d'autant plus efficace qu'elle est sombre sur un fond incolore, et le rouge et le bleu sont plus stimulants que d'autres couleurs). Cet objet provoque d'autant plus de comportements de quémande qu'il est déplacé à la hauteur des yeux du jeune et qu'il peut être vu simultanément par les deux yeux (Hailman, 1967).

Dans le cadre d'une interprétation S → R, l'école objectiviste a tiré de ces expériences la conclusion que les schèmes moteurs, dont elle avait fait les unités topographiques du comportement, ne se produisent pas au hasard, sous la seule commande « spontanée » des réseaux neuro-endocrines. Il faut en général à ces réseaux, lorsqu'ils sont capables de fonctionner, une stimulation, et cette stimulation, organisée en configuration à partir d'éléments de l'environnement, présenterait comme les schèmes moteurs des caractères d'ordre spécifique.

Il était logique qu'ayant « fixé » ainsi les actes moteurs, cette école dût également fixer les configurations stimulantes susceptibles d'induire les réponses spécifiques. De telles configurations *(auslösende Schema, releaser, déclencheur)* seraient « extraites » par l'animal, à certains moments, de l'environnement où il se trouve ; elles contribueraient à l'évocation des actes moteurs qui leur correspondent, grâce à l'action de mécanismes impliquant les centres perceptifs intégrateurs et les centres moteurs du système nerveux *(angeborene auslösende Schema, innate releasing mechanism, mécanisme inné de déclenchement)*.

Bien entendu, toute la discussion commencée au sujet de l'innéité des actes moteurs peut être reprise ici. Les configurations stimulantes dont il s'agit sont pour la plupart impliquées dans les communications intraspécifiques et, de ce fait, ont subi les multiples pressions de la sélection évolutive. Certaines des configurations peuvent cependant être mises en rapport avec des valeurs supraspécifiques, mais les critiques des concepts objectivistes restent les mêmes dans tous les cas.

Critique

Une analyse des comportements de l'épinoche plus précise que celle effectuée en 1932 conduit Chauvin-Muckensturm, van den Assem et quelques autres auteurs à modifier les premières interprétations. La livrée à ventre rouge du mâle, dont les objectivistes ont fait le déclencheur de l'activité agressive, est fort variable. Une étude éco-éthologique du Poisson permet de préciser que cette livrée apparaît progressivement au cours de la remontée migratoire dans les eaux douces ; à l'inverse, elle disparaît progressivement en fin de cycle de reproduction lors du retour en eau saumâtre. De plus, elle est sujette, pendant la saison de reproduction, à des variations brutales, qui portent sur tout ou partie de cette livrée. Des Poissons qui s'établissent dans une anse sableuse de ruisseau ont toutes chances, si la population n'est pas dense, d'accéder tous à la possession d'une livrée complète. Dans les groupes denses, l'animal qui occupe le plus haut niveau dans la hiérarchie qui s'installe est aussi celui dont la livrée est la plus éclatante et celui qui manifeste les comportements d'exclusion les plus intenses vis-à-vis du fond de l'aquarium. Le dernier de la hiérarchie est terne, mais il est à peu près le seul supporté par le dominant, alors qu'il est souvent harcelé par les autres Poissons.

Si l'objet oblong de couleur rouge situé en dessous joue, tout particulièrement dans les cas expérimentaux du laboratoire, un rôle préférentiel de déclenchement de comportements agressifs, il faut bien se garder d'en faire *le* stimulus déclencheur inné. Dans la nature, l'attaque ne dépend ni de la coloration des individus en présence, ni de la possession d'un nid ; elle n'est pas non plus réservée au seul sexe mâle, puisque des femelles peuvent se faire attaquer par un mâle territorial.

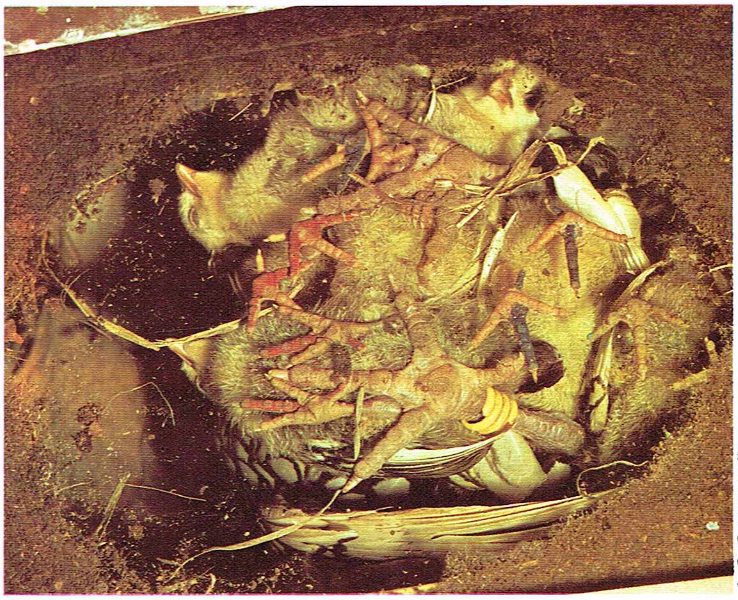
En fait, c'est tout l'ensemble de l'environnement et du passé récent des animaux en cours de migration reproductrice qui doit se trouver pris en compte. Un comportement agressif d'un Poisson n'est d'ailleurs souvent qu'une manière de s'assurer de l'identité de l'intrus pénétrant dans son territoire, et c'est la réaction de cet intrus à l'approche du propriétaire qui sera, beaucoup plus que ses qualités physiques appréciées d'abord, l'élément d'information qui orientera les comportements futurs. De plus, le cas de certains mâles, appelés *rapteurs* par van den Assem, prouve toute la complexité d'établissement des comportements reproducteurs. Ces mâles, qui (en cas de surpopulation) n'ont pas réussi à établir un territoire, donc à construire un nid, réussissent souvent, par des comportements très élaborés, à déloger un mâle territorial au moment où il fait pondre une femelle dans son nid et à se substituer à lui pour la fécondation !

Pour revenir au stimulus propre à établir la réponse de quémande du jeune goéland, Hailman montre que des poussins éclos en incubateurs puis maintenus à l'obscurité sont susceptibles d'exprimer la réponse de quémande devant un grand nombre de modèles. En particulier, les poussins de *Larus argentatus* et *L. atricilla* quémandent aussi bien devant le modèle de leur parent spécifique que devant celui de l'autre espèce. Les jeunes expriment leur réponse devant une tache rouge, quelle que soit la position de cette tache sur le modèle de tête, pourvu que les diverses taches effectuent des mouvements semblables en vitesse et en quantité au niveau des yeux du poussin.

Deux faits doivent être soulignés : d'une part, la répétition d'une situation de test suivie de nourrissage fixe le comportement ; d'autre part, la situation de test doit, pour fixer le comportement, s'insérer dans des limites définissables. Cela fait référence, comme pour les actes moteurs, à une variabilité à l'intérieur d'un schème stimulant spécifique.



D. Richard



J.-C. Guyomarc'h

▲ *A gauche, tous les Oiseaux nidifuges, particulièrement les Gallinacés, montrent, quelques heures après l'éclosion, une capacité de picorer, qui, médiocre au début de leur vie, s'affine et se précise avec le processus de maturation nerveuse et celui d'expérience fondé sur les renforcements reçus. A droite, pendant la couvaison et plus tard pendant toutes les périodes de repos, le poussin établit avec sa mère, source de chaleur et de gloussements, des liens qui joueront un grand rôle dans l'établissement des comportements d'exploration, d'alimentation et de poursuite.*

Tous les Oiseaux nidifuges, particulièrement les Gallinacés, montrent, quelques heures après l'éclosion, la capacité de picorer différents stimuli visuels de leur environnement. Pendant les premières heures de leur vie, on observe une précision médiocre des coups de bec : frapper en direction de... mais manquer le but; toucher le but, mais ne pas saisir entre les mandibules; attraper dans le bec, mais ne pas réussir à avaler; acte complet achevé par la déglutition. Peu à peu, la précision et la qualité du comportement s'affinent à la suite de processus de maturation nerveuse et de processus d'expérience basés sur les renforcements reçus.

A tout moment de leur vie, ces Oiseaux pourront d'ailleurs adapter de nouvelles stratégies de picorage à de nouveaux éléments alimentaires. Guyomarc'h décrit de jeunes dindons qui se spécialisent dans la chasse aux mouches, utilisant pour les capturer le même mouvement de projection de la tête que dans le picorage, mais adapté en forme et en précision au gibier visé. Une longue expérience est nécessaire, et les animaux spécialisés dans cette chasse y consacrent une grande partie de la journée.

Les mécanismes innés de déclenchement avaient d'abord été conçus comme des mécanismes centraux. Diverses recherches ont montré que le premier filtrage de l'environnement est dû aux récepteurs (inclusions lipidiques jaunes ou rouges dans les cônes des rétines de goélands, peigne des yeux des Oiseaux, mieux et plus vite développé chez les jeunes à nourrissage diurne que chez les jeunes à nourrissage nocturne, etc.). Par ailleurs, une grande part de la mise en place des mécanismes de correspondance entre des stimuli de l'environnement et des comportements doit être rapportée au rôle de l'expérience de la nature des renforcements, obtenus lors des premières répétitions des comportements. Bien entendu, dans le cadre naturel, l'adaptation phylogénétique laisse prévoir une bonne concordance entre stimuli, réponses, renforcements, de telle sorte que les comportements acquièrent très vite leur moindre variabilité et leur plus grande stéréotypie.

● *Généralisation*

Enfin, il ne faut pas oublier que, si certaines situations stimulantes sont spécifiques par leur contexte général et leur forme, beaucoup des paramètres qui les composent sont déjà filtrés d'une manière spécifique par les organes des sens de l'animal impliqué. De plus, certaines configurations ont, dans le milieu extérieur où vit l'animal, davantage de chances d'apparaître que d'autres; c'est peut-être cette balance entre la probabilité et l'improbabilité qui joue un grand rôle dans l'association entre une réaction et une situation. L'étude totale des interactions possibles doit conduire aux meilleures explications.

Quelques exemples permettront de mieux préciser ces interactions complexes.

Les jeunes Oiseaux nidifuges (c'est aussi le cas des Mammifères nidifuges) manifestent très tôt après leur naissance une réaction de poursuite vis-à-vis de leur mère, et il est tentant d'assimiler alors la mère à un stimulus signal spécifique. Toutefois, cette réaction a un long passé dont Gottlieb et Guyomarc'h ont tracé les grandes lignes. Le jeune Oiseau, dans l'œuf couvé par sa mère, établit, dès avant l'éclosion, un véritable lien sonore avec la couveuse : celle-ci glousse et le jeune émet quelques types de cris, dont l'un est celui qui (au cours de l'ontogenèse) se transformera en gloussement d'adulte. Le jeune se familiarise avec le gloussement de la mère et lui donne une signification dans l'environnement à travers l'autoaudition de ses propres cris; ce gloussement est particulièrement émis en réponse aux cris des jeunes dans l'œuf; il s'accompagne souvent d'un accroissement du réchauffement par suite du réarrangement des œufs sous les plaques d'incubation de la couveuse (renforcement physiologique) ; cela va conduire le jeune éclos, qui aura lié source de gloussement et source de chaleur, à rejoindre la mère qui s'éloigne; un conditionnement simple liera désormais les stimuli visuels aux stimuli auditifs, et la poursuite s'établira en quelques dizaines d'heures, la mère s'éloignant d'ailleurs très progressivement des jeunes. Des canetons dévocalisés (qui ne peuvent donc émettre eux-mêmes dans l'œuf) quatre jours avant la naissance se trouvent dans l'incapacité d'établir la réaction de poursuite dans le même délai. Bien entendu, la liaison sonore pouvant être suppléée par bien d'autres lorsque le jeune est éclos, la réaction finira par s'établir, mais plus tard. Cette expérience prouve bien la progressivité et la complexité d'établissement des réponses à l'environnement.

Un autre exemple de stimulus-signal déclencheur a fait couler beaucoup d'encre dans les années 1950. Il s'agit de la question des effets comparés de la silhouette du rapace et de celle de l'oie. Lorenz avait insisté sur le fait que lorsque la première passait dans le ciel au-dessus d'oies ou de canards, elle déclenchait (de façon « innée ») un comportement de fuite, alors que la seconde déclenchait tout au plus un mouvement d'intérêt. Or Schutz d'une part et Guyomarc'h d'autre part, reprenant l'expérimentation, ont prouvé que la réaction de la couvée n'est pas d'abord la réaction au passage de la silhouette mais une réponse à la réaction de la mère; par ailleurs, toute silhouette familière a moins de chances de provoquer une réaction que toute silhouette non familière : il est plus fréquent pour un troupeau d'oies de voir passer au-dessus de lui une de ses congénères qu'un rapace. Cette référence à la familiarisation aux stimuli nous conduit, à nouveau, à introduire les contingences de renforcement dans toute interprétation de configuration stimulante dans l'environnement.

Un dernier exemple complétera cet élargissement de valeur des stimuli en provenance du milieu. En 1968, Liley a étudié quatre espèces de Poissons d'une même famille : *Poecilia vivipara* (le guppy des aquariophiles), *P. reticulata*, *P. picta* et *P. parae*. Ces Poissons vivent



C. Bevilacqua

▲ ***Liley a pu démontrer, avec le « guppy » des aquariophiles, toute l'importance des stimuli complexes provenant du milieu extérieur pour la construction des comportements spécifiques.***

dans les mêmes milieux (rigoles de drainages de l'Amérique tropicale), et on peut penser que si les espèces se maintiennent séparées (on ne trouve pratiquement pas d'hybrides dans la nature), c'est que des mécanismes d'opposition à l'hybridation existent. Parmi ces mécanismes, on peut penser au « stimulus déclencheur » que constitue la femelle d'une espèce pour le mâle de cette espèce et *vice versa*. En effet, *P. vivipara* est beaucoup plus gros que les autres, qui sont de tailles à peu près semblables; mais tous les mâles présentent des répartitions de taches, lesquelles distinguent fort les espèces. Les femelles sont à première vue semblables; cependant, une analyse plus précise permet de distinguer des marques spécifiques sur les orifices anal et urogénital. En ce qui concerne les comportements, les parades des mâles de chacune des espèces sont différentes; les réponses des femelles sont moins distinctes pour l'observateur humain. Des tests de choix préférentiels de conjoints ont été réalisés en présentant à différents mâles des groupes de quatre femelles (une de chaque espèce) et en analysant leur comportement de cour. Les mâles étudiés ont été au préalable soit uniquement conservés en groupe conspécifique (C), soit placés en groupes hétérospécifiques (H) pendant les trois semaines précédant l'expérience, laquelle a lieu bien entendu à l'époque favorable à l'expression des comportements visés.

Dans tous les cas où les mâles ont eu l'expérience des quatre espèces, le choix de leur propre espèce est renforcé, et on a pu établir que cela provient du rôle des femelles, les conspécifiques étant les seules qui fournissent sur le plan de leur réponse aux parades du mâle des renforcements positifs permettant la poursuite de la cour dans les conditions naturelles. On peut donc penser ici que les valeurs des stimuli de l'environnement sont établies progressivement dans les conditions naturelles, et ce d'autant mieux et d'autant plus strictement que les modalités de la compétition interspécifique sont plus sévères. Des faits similaires avaient été évoqués pour la mise en place des caractéristiques motrices spécifiques (chants des Oiseaux par exemple).

Les objectivistes ont bien étudié une des modalités particulières de variabilité des stimuli possibles vis-à-vis d'un comportement défini : il s'agit de leurres qui déclenchent des comportements quantitativement plus intenses que les objets naturels mimés par ces leurres. D'où leur nom de *suprastimuli*.

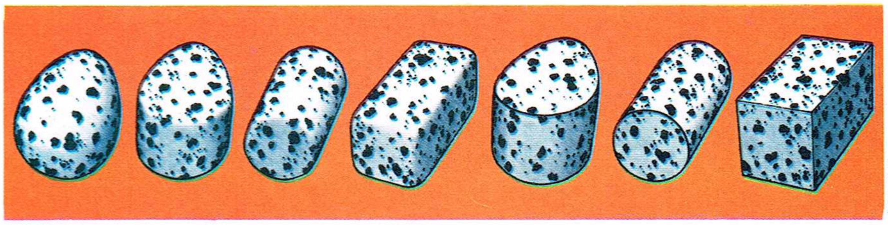
L'école de Tinbergen a montré qu'un leurre formé d'une mince baguette rouge portant deux bandes blanches contrastées provoquait chez le jeune goéland plus de réponses de becquetage que le bec normal du parent, toutes autres conditions étant maintenues identiques. Par ailleurs, l'huîtrier-pie et le goéland rentrent plus volontiers au nid et tentent de couver un œuf deux ou trois fois plus volumineux que le leur; l'huîtrier-pie couve plus intensément une couvée de cinq œufs que la sienne propre, limitée à trois. Les bengalis, étudiés par Mme Morel, couvent mieux, et avec plus de succès à l'élevage, une couvée de cinq œufs (dont ceux de la veuve qui les parasite) qu'une couvée de trois œufs. Quant au rouge-gorge, il nourrit comme sa couvée un énorme jeune coucou éclos dans son nid.

De fait, dans beaucoup de cas, si l'on isole de tout son contexte dans l'environnement (y compris le contexte physiologique) une configuration stimulante, on peut trouver de tels stimuli supranormaux. Il n'y a pas lieu de s'en étonner : cela prouve seulement d'une part que l'évolution n'est pas achevée, d'autre part, que la nature présente un équilibre sous la forme de compromis entre toutes les pressions de sélection évolutive. La marge de variation montrée par de telles supranormalités est justement celle qui maintient les possibilités de variations de réponses à l'environnement modifié. Pour reprendre l'exemple de l'œuf, celui-ci représente un compromis entre les capacités morphologiques et physiologiques de l'Oiseau, les potentialités alimentaires du milieu, les pressions des prédateurs ou des éléments climatiques, etc. La solution d'un œuf unique, plus gros, peut être valable pour certaines espèces, alors que, pour d'autres, la solution de la ponte multiple est mieux adaptée. Mais les possibilités de réponses comportementales laissent la porte ouverte à plusieurs solutions.

A l'inverse, si l'on peut dire, Lorenz a insisté, en 1957, sur les cas où les comportements spécifiques peuvent se manifester en l'absence du signal déclencheur : un sansonnet réalisait les actes de capture en vol d'un Insecte sans qu'aucun stimulus décelable et assimilable à un Insecte pût être reconnu par l'observateur. Lorenz a créé pour ce type de comportement le terme de *Leerlaufreaktion* (activité vide), dépassant probablement les possibilités de dénomination. En effet, un tel comportement n'est « vide » que dans la mesure où il n'aboutit pas dans l'environnement à une capture de mouches; il ne peut être vide de causalités.

A la recherche justement de causalités explicitant ces phénomènes, Lorenz, manifestement inspiré par les théories pulsionnelles de l'instinct, avait envisagé pour compléter le système « stimulus déclencheur/mécanisme inné de déclenchement/acte moteur fixe » une modélisation hydraulique représentant l'accumulation d'une énergie endogène spécifique pour chaque comportement instinctif. Cette énergie accumulée était nécessaire pour

▼ ***Différents modèles d'œufs utilisés par l'école de Baerends pour analyser les éléments ayant valeur de reconnaissance de leur œuf par des Oiseaux qui couvent (goélands).***



I.G.D.A.

la manifestation de l'activité réponse au déclencheur; mais son accumulation au-delà des limites habituelles pouvait expliciter la manifestation de comportements comme les activités vides.

Certes, un tel modèle n'est pas dépourvu de toute valeur, mais il simplifie trop la situation qui découle d'une étude approfondie des interactions neuro-endocrines auxquelles il a été fait allusion plus haut. Ainsi que l'expriment Hinde, Slater et bien d'autres, ce genre de modèle comme les références à des notions de motivations perdent actuellement leur nécessité.

Cependant, il ne faut pas se laisser enfermer dans une conception rigide S → R, et les objectivistes ont insisté sur le fait que l'animal est très loin d'être continuellement poussé par le stimulus. Au contraire, par ses comportements explorateurs, il le chercherait plutôt, si bien que la coïncidence S — R serait réalisée par une activité de l'animal et non passivement subie.

Plusieurs auteurs ont tenté d'approfondir ce problème. Croze sur les Corvidés, Beukema (1968) sur l'épinoche, Dawkins (1971) puis Tinbergen et ses collaborateurs (1971) ont montré l'importance de stimuli efficaces à un moment donné dans la construction totale des comportements futurs.

En maîtrisant les facteurs suivants : temps depuis le précédent nourrissage, température, heure de l'expérience, alternance de jeûnes et de phases alimentaires, type de nourriture préalablement absorbée, Beukema tente de définir au mieux l' « état » de l'épinoche à un moment donné. Cet état (« appétit » = fluctuation d'intensité du mécanisme qui règle les variations parallèles des diverses parties du comportement alimentaire) influence nettement le « risque » encouru par les proies (qui est mesuré par le nombre de proies détruites par un prédateur par unité de temps, rapporté à la densité des proies à ce moment). La privation de nourriture accroît l'appétit, ce qui se manifeste par un plus grand nombre de proies consommées, aussi bien que par une activité natatoire plus grande et par des réactions plus complètes à l'égard des proies découvertes (davantage de proies découvertes sont attaquées; davantage de proies attrapées sont mangées). Il faut souligner que l'efficacité des rencontres de proies augmente avec la meilleure connaissance du milieu dans lequel le prédateur peut les trouver (dans l'expérience de Beukema, un labyrinthe constituait un dispositif d'enrichissement spatio-temporel du milieu). Bien entendu, beaucoup de facteurs supplémentaires doivent être intégrés : ainsi, au cours de la croissance des épinoches, la capacité natatoire augmente moins vite que la capacité à prendre de la nourriture; les grands Poissons se rassasient donc proportionnellement moins vite que les petits, ce qui présente une conséquence sur le « risque » encouru par les proies. Cela étant, l'introduction dans l'aquarium d'un nouveau type de proies en simultanéité avec les proies habituelles peut (si la valeur alimentaire supérieure de celles-là est « reconnue » par l'épinoche) singulièrement augmenter le risque encouru par les nouvelles et diminuer le risque encouru par les anciennes.

Ce qui précède confirme le fait que, sous l'influence d'un système activant lié à la privation alimentaire (mais on pourrait transposer les conclusions à d'autres privations [la privation sexuelle par exemple]), l'animal peut restreindre, au moins temporairement, son comportement dans l'environnement à la « recherche » d'un certain nombre d'objets ou de situations. Après de Ruiter et L. et N. Tinbergen, les éthologistes ont développé l'étude de cette capacité d'établissement d'une *image attendue et recherchée (searching image)*.

La recherche de nourriture peut être effectuée en l'absence de stimulation provenant de la nourriture potentielle elle-même; cependant, la localisation spatiale des proies potentielles est tellement restreinte par les réponses éco-éthologiques spécifiques de ces proies que l'exploration d'un animal prédateur se concentre rapidement sur ces zones favorables : les zones les plus riches en proies reçoivent davantage de visites que les autres; par ailleurs, très rapidement, les capacités discriminatrices des localisations dans le milieu, du goût et de la valeur nutritive des aliments ingérés dirigent le comportement de l'animal vers les aliments réunissant un certain nombre au moins de qualités.

Hinde et beaucoup d'éthologistes considèrent que, si le concept d'image attendue et recherchée peut avoir une certaine utilité, il faut se garder de lui attribuer, par anthropomorphisme, une valeur de représentation mentale. Les récents travaux de M. Dawkin, qui étudie la capacité de poulets à déceler des grains de riz sur un environnement dans lequel ceux-ci sont contrastés, par rapport à la même capacité dans un environnement où leur coloration cryptique les fait disparaître, montrent que, par répétition, des poulets qui ne sont au début pas capables de distinguer des grains cryptiques vont le devenir. Cela peut être dû à des changements centraux dans les modalités perceptives. Mais cette capacité n'est pas complètement retenue et l'apprentissage doit être repris d'un jour sur l'autre. Les poulets qui sont entraînés à manger des grains bien visibles ont une mauvaise aptitude à apprendre à découvrir les grains cryptiques, ce qui est en rapport avec une variation de leur capacité de « prêter attention », qui est fonction de ce qu'ils ont déjà mangé.

Enfin, les travaux d'Andrew et Rogers (1972) sur les poulets prouvent qu'une préférence alimentaire, comme celle de rechercher un type de graine plutôt qu'un autre, peut se trouver quantitativement sous l'influence du taux de testostérone; un fort taux augmente les performances, ce qui tendrait à montrer également que certains aspects centraux du fonctionnement du système nerveux (persistance d'utilisation de diverses données, comme l'image de recherche) relèvent de mécanismes neuro-endocrinologiques complexes, établis par la phylogenèse et par l'ontogenèse selon des modalités beaucoup plus nuancées que ne le postulait le concept de mécanisme inné de déclenchement.

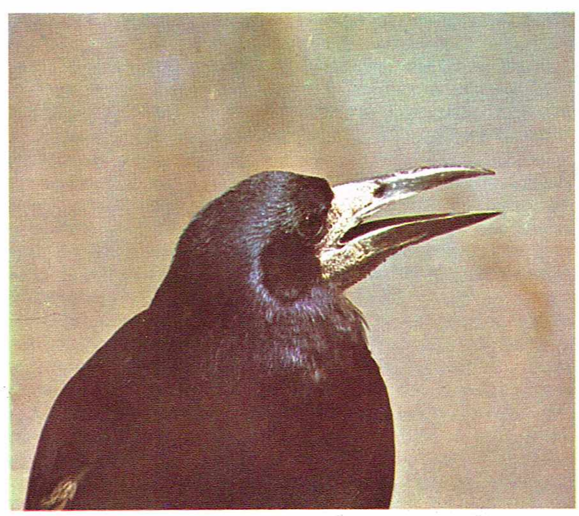
Circonstances complexes environnement-comportement

Les données du behaviorisme et particulièrement de l'école skinnérienne, prolongées par les données de l'électrophysiologie et de l'endocrinologie modernes, peuvent nous aider à comprendre certains au moins des

▼ *L'importance de stimuli efficaces à un moment donné dans la construction totale des comportements futurs a été étudiée et approfondie par Beukema sur l'épinoche (à gauche) et par Croze sur les Corvidés (à droite, un corbeau freux).*



Ross - Jacana



C. Nardin - Jacana

mécanismes d'effet d'une liaison entre situation stimulante et acte moteur sur les comportements ultérieurs.

L'incorporation temporelle

Il a été précisé plus haut, à propos de l'exemple du comportement de harcèlement des Passereaux devant un prédateur, que la répétition même d'un acte moteur avait des conséquences quantitatives multiples sur la dynamique ultérieure de cet acte.

Composantes d'évanouissement, composantes de renforcement des comportements, dont l'importance quantitative dépend des conséquences de l'acte considéré, généralisation discriminative, mais surtout procédure d'incorporation du temps aux comportements des animaux : ces phénomènes sont bien mis en évidence dans les procédures skinnériennes d'enregistrement automatique d'un comportement choisi (il s'agit souvent d'un mouvement apparemment simple, comme l'appui d'une patte ou la poussée du bec sur un levier), lié de diverses manières à une situation plus ou moins complexe.

L'accent est particulièrement mis, dans ces procédures, sur la fréquence du comportement choisi (le *débit de réponse,* qui traduit la probabilité temporelle d'expression du comportement), sur les conséquences de ce comportement qui modifient le débit de réponse (aliment reçu par exemple) et qu'on nomme des *renforcements,* sur l'ensemble de la situation présente lorsque le comportement s'organise *(fonction de contrôle).* Le fait que la distribution du renforcement dépende d'une action effectuée par l'animal sur l'environnement a conduit à appeler ce type d'action un *operant,* d'où le nom de *conditionnement operant* donné le plus souvent aux techniques skinnériennes.

Il faut insister sur la *fonction de contrôle* effectuée par l'ensemble de la situation présente au moment où un *operant* est renforcé. En effet, il s'agit là d'une fonction fort différente de celle attribuée à l'environnement par les objectivistes sous la dénomination de déclencheur. Skinner, en 1948, a attiré l'attention sur le fait que des pigeons auxquels on distribue automatiquement des renforcements à intervalles fixes développent, indépendamment de toute manipulation imposée par l'expérimentateur, des comportements comme tourner deux ou trois tours dans le sens des aiguilles d'une montre, pousser la tête vers un coin supérieur de la cage, abaisser la tête vers le sol en un endroit précis, etc. ; ces comportements sont répétés à fréquence régulière et souvent dans une zone particulière de la cage. Or, il n'existe aucune relation directe entre eux et le renforcement. On a, depuis, décrit beaucoup de types d'activités similaires, caractérisées par l'existence dans l'environnement d'éléments appartenant aux « circonstances dans lesquelles une réponse est émise et renforcée ». De tels comportements ont été dénommés « superstitieux » par les behavioristes. Ils traduisent en effet l'établissement par l'animal de liens de causalité qui n'existent qu'en apparence.

En définitive (et c'est l'apport du behaviorisme à la synthèse éthologique), *notre objet d'étude est bien l'ensemble des circonstances complexes dans lesquelles se manifeste un comportement, ainsi que ce comportement lui-même, et les conséquences renforçantes qu'il entraîne. C'est toute la dynamique phylogénétique et ontogénétique de ces problèmes qui couronne la recherche éthologique.*

Mintz considère comme un premier élément de cette approche des interrelations l'étude des diverses propriétés d'une réponse : force, taux, durée, place, etc. C'est ainsi que la force d'une réponse peut croître sans que son taux d'expression soit modifié. Notterman ajoute que les changements de cette force dépendent des conséquences de la réponse et représentent une intégration complexe, impliquant à la fois les non-renforcements et les renforcements. Si, par exemple, un organisme émet une réponse trop faible pour produire un renforcement, la réponse suivante ne pourra être renforcée que si elle est plus intense. D'où l'acquisition par cet organisme d'une histoire qui fera suivre des réponses fortes à des réponses faibles ; cela fournit des bases discriminatives cohérentes à des unités de comportement plus vastes.

A ce titre, un des problèmes importants du comportement est celui dit du *chaining,* ou *formation d'un ensemble coordonné, enchaîné,* dans lequel chaque réponse (ou chaque variation de réponse) agit comme (ou produit) un stimulus discriminatif vis-à-vis de la réponse suivante.



D. Richard

▲ ***Récompense (viande) du chat venant d'appuyer sur le levier lors d'une expérience conduite selon des procédures skinnériennes d'enregistrement automatique d'un comportement choisi.***

Un des facteurs modulants de ces enchaînements et de leurs paramètres est le *temps* qui sépare deux réponses. Si dans une procédure expérimentale on ne renforce que les réponses qui suivent une période déterminée de temps sans réponse, le taux d'appui sur le levier décroît de manière caractéristique. A l'inverse, si l'on arrange le renforcement de telle sorte que seules les réponses qui suivent immédiatement une autre réponse soient renforcées, le taux d'appui croît. Ces procédures de renforcement différentiel des temps qui s'écoulent entre deux réponses peuvent être considérées comme des processus établissant *un operant complexe, constitué par une réponse plus la pause qui la précède.*

Diverses expériences de Blough et de ses collaborateurs, ainsi que de Dews, montrent, par ailleurs, qu'il existe un gradient temporel de tendance croissante à répondre pendant l'intervalle entre deux renforcements, de telle sorte que l'enchaînement successif d'actes n'est pas toujours le seul déterminant. Le taux de réponses dans une période $t + \Delta t$ n'est pas fonction du taux de réponses dans la période $t - \Delta t$ mais plutôt de la place de t dans l'intervalle entre deux réponses. Wilson et Kellar ont notamment interprété les comportements collatéraux effectués par l'animal comme un moyen proprioceptif d'évaluation du temps. Et c'est bien de cela qu'il s'agit : le temps qui sépare deux pressions successives sur le levier dans la cage de Skinner *(interresponse time,* ou *IT)* est un élément important pour l'animal, qui « calculera » la probabilité d'obtenir un renforcement après une réponse en fonction de la fréquence à laquelle des renforcements ont suivi les IT dans les expériences préalables ; l'animal agit comme s'il calculait la variable « IT/possibilité de renforcement » (Anger), qui représente une mesure plus adéquate de la capacité de réponses dans une situation donnée que le seul nombre des réponses ou des IT.

De telles conceptions permettent de comprendre non seulement les mécanismes déclencheurs mais aussi les mécanismes suppresseurs d'activités. Tous ces facteurs sont inclus dans la manifestation des séquences longues de comportement, pour lesquelles des activités ayant des facteurs communs de causalité tendent à se réunir dans le temps et à former des ensembles qu'il est difficile de scinder au cours d'une expérience simple. Une guêpe qui construit effectue successivement des activités de récolte de matériaux, puis de renforcement du support du nid, puis de construction de nouvelles cellules, puis de surélévation d'anciennes cellules : ces activités sont organisées de manière récurrente dans un *thème cyclique temporel fondamental* (Deleurance). Une guêpe qui paralyse des proies passe par des phases successives de repérage, d'identification de l'aire privilégiée, de déclenchement de l'acte ; la phase de repérage elle-même est organisée en un guidage de situation qui tient compte de l'ensemble des données de l'environnement, un repérage visuel qui utilise les caractéristiques anatomiques globales de la proie, un repérage tactile qui est constitué par des palpations d'une zone précise (Steiner). La suppression



E.P.S.

▲ *La construction d'un nid de guêpes réclame de la part de l'animal une succession d'activités organisées de manière récurrente dans un* thème cyclique temporel fondamental *(Deleurance).*

▼ *Accouplement de l'huîtrier-pie.*



D. Richard

d'une ou de plusieurs étapes de ce schéma est d'autant plus gênante pour la guêpe que l'étape est plus rapprochée de la phase terminale. Lorsque l'expérimentateur fait s' « opposer » les effets des diverses étapes au lieu de les laisser se « confirmer », c'est l'effet de l'étape la plus proche de la phase terminale qui finit généralement par l'emporter.

Ainsi, les séries d'actes moteurs enchaînés organisés en séquences temporelles spécifiques ne sont pas exemptes d'une certaine variabilité possible. Mais chacun des actes ne peut être dissocié de la situation dans laquelle il se déroule, et cet ensemble, lorsqu'il est réalisé et lorsqu'il s'éteint, joue un rôle permissif vis-à-vis de l'acte suivant inclus dans sa situation propre. A chaque instant de déroulement du programme, un *maximum de coïncidence* doit se réaliser entre ce moment du déroulement et le milieu dans lequel il s'exprime (Deleurance). La progressivité de réalisation propre pour chaque phase du programme et pour le programme tout entier tient à cette incorporation des milieux aux comportements, qui modifie l'animal en le complexifiant et qui le rend d'autant moins ouvert aux actions préliminaires du milieu qu'on s'approche de la réalisation totale de l'acte. Tout cela permet de comprendre sur un mode dynamique les prétendues « aberrations » de l'instinct de Fabre.

Les mêmes faits peuvent être démontrés pour des cycles plus longs d'actes enchaînés plus nombreux; c'est le cas pour les comportements reproducteurs (sexuels et parentaux) [Vancassel] et leurs interférences avec les comportements alimentaire et agonistique. Des exemples semblables ont été mis en évidence par Hinde et par Baerends dans le comportement des Oiseaux, particulièrement dans les systèmes de reproduction, lesquels révèlent des intrications constantes.

Dans le cas des activités de construction, l'animal modifie son environnement et reçoit en retour des informations dépendant du travail réalisé qui orientent le travail ultérieur. Peu d'exemples montrent mieux l'intégration comportement/environnement, qui fait progresser à la fois les thèmes cycliques temporels propres à l'espèce et les stimuli les plus aptes à réaliser le maximum de coïncidences.

Variables « motivationnelles »

Cependant, il faut s'élever dans la complexité et comprendre comment des actions neuro-endocrines vont permettre de diriger, simultanément ou en concurrence, des schèmes moteurs appartenant à des registres de comportements différents : alimentaire (aliments solides, boisson), interindividuel de type agressif, interindividuel de type sexuel ou parental, de construction, etc.

Baggerman (1968) considère que les hormones peuvent être classées en trois groupes vis-à-vis de leurs actions sur les comportements de l'épinoche : les hormones gonadotropes et gonadiques, qui contrôleraient les comportements agressifs et ceux de construction du nid et de cour; les hormones neurohypophysaires, qui contrôlent l'expression des mouvements de ponte; la prolactine, qui contrôle le comportement parental. Il s'agit en fait de savoir (mais ainsi le problème serait repoussé d'un cran) s'il existe un enchaînement défini des sécrétions hormonales. On comprendrait alors que le comportement agressif lié à l'établissement territorial précède le comportement sexuel; en effet, le premier est dépendant des gonadotrophines et le second des hormones gonadiques.

On peut montrer expérimentalement qu'un facteur stimulant externe ou interne peut affecter non un seul, mais plusieurs schèmes moteurs appartenant à des comportements différents. En 1963, Miller a montré que la stimulation électrique de l'hypothalamus de rats assoiffés cause, lorsqu'elle est appliquée au cours d'une prise d'eau, un arrêt de ce comportement de boisson et une mise en marche vers les aliments solides. De petites quantités de substances sympathicomimétiques (épinéphrine, norépinéphrine) injectées dans l'hypothalamus latéral de rats provoquent la réponse alimentaire, même chez des animaux rassasiés : l'injection de parasympathicomimétiques (acétylcholine, carbamacétylcholine) provoque la réponse de boisson. Si la norépinéphrine cause la prise d'aliment chez le rat affamé, alors qu'elle inhibe la prise de boisson chez le rat assoiffé, la carbamacétylcholine provoque l'effet inverse. Cette combinaison des processus de prise solide et liquide s'établit progressivement chez le

jeune Mammifère au cours des premières semaines ou des premiers mois de la vie. Krecek et Kreckova séparent, de ce point de vue, la vie postnatale du rat en trois périodes : celle qui va de la naissance au 14e jour, celle du sevrage et la période postsevrage. Dans la première période, le seul aliment ingéré est le lait, et tous les essais de sevrage sont pratiquement voués à l'échec. A cette époque, se mettent en place les régulations thermique et osmotique de l'individu. Le sevrage est un processus graduel qui se poursuit entre le 14e et le 30e jour. Au début de cette période, les ratons préfèrent le lait à l'eau. Même si on les assoiffe pendant 24 h, ils boivent plus de lait que d'eau dans une situation de choix. Plus tard, à 24 jours, si on leur injecte du sérum hypertonique, ils boivent plus d'eau que de lait dans l'appareil de choix. Cela apporte la preuve qu'à cette époque leur organisme commence à distinguer l'eau et ses qualités, ce qui est le fondement discriminatif sur lequel repose la distinction entre ingestion d'aliments solides et boisson.

Dans la période du sevrage, si on nourrit un jeune rat avec des boulettes solides et de l'eau avant de lui faire subir un test alimentaire comportant du lait, le résultat du test sera fonction de sa structure :

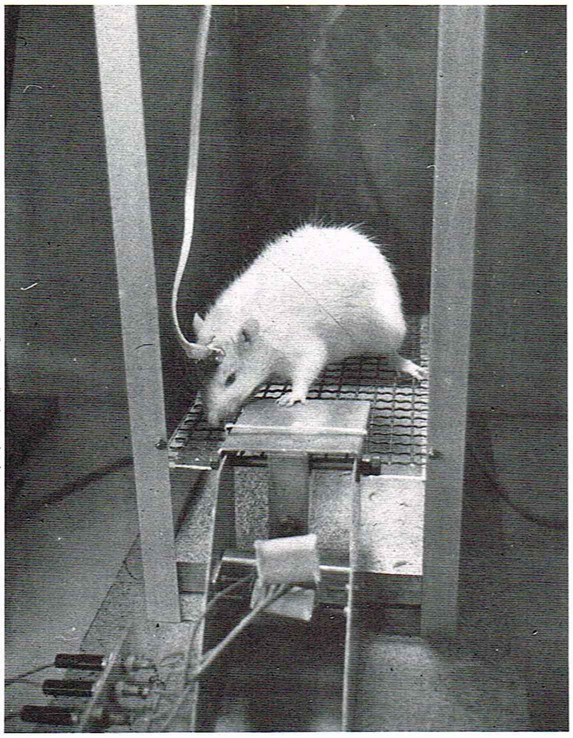
— si le lait remplace l'eau (boulettes + lait), le rat boit du lait volume pour volume, en tenant compte de sa prise antérieure d'eau, et réduit sa quantité d'aliments solides ingérés de telle sorte que sa courbe de poids ne se modifie pas ;

— si le lait est fourni seul, l'animal accroît sa prise de fluide et stabilise son poids après une légère perte (il « boit des calories ») ;

— si le lait est joint aux autres (lait + boulettes + eau), l'animal prend très peu d'eau, le lait est traité comme boisson et l'augmentation en calories est compensée par une légère diminution de la prise solide.

Cet ensemble des comportements alimentaires peut se combiner à d'autres, comme l'émotivité, la frayeur, et l'anxiété. Dans des procédures expérimentales, on peut mesurer ces interférences par l'importance des obstacles qu'un animal franchit pour atteindre les aliments ou par l'intensité d'une décharge électrique à laquelle il réagit. Toutefois, Sterrit montre que des pigeons recevant des chocs électriques mangent davantage que ceux qui n'en reçoivent pas et que si, à un moment donné, on supprime les chocs administrés aux pigeons du premier groupe, ils mangent moins que les témoins. Ce résultat tendrait à prouver que les stimuli de type choc électrique peuvent bien avoir d'autres effets que les effets aversifs.

Diverses recherches poursuivies à partir de celles d'Olds (1960) doivent être évoquées ici. Cet auteur analysait les régions hypothalamiques impliquées dans la prise alimentaire. Si on place un rat dans une boîte de Skinner et si la pédale de cette boîte est établie de telle sorte qu'elle délivre à chaque appui à la fois une boulette d'aliment dans l'environnement immédiat du rat et une décharge électrique dans certains lieux précis de son hypothalamus, le rat passera pratiquement tout son temps à appuyer sur la pédale sans jamais manger la nourriture qui tombe. C'est le phénomène de l'*autostimulation*, qui, une fois découvert, a donné lieu à de multiples expériences. Les sites reconnus joueraient, lorsqu'ils sont excités, un rôle comparable à celui d'un acte consommatoire (suppression de comportement) mais, pour ainsi dire, par anticipation. L'école française de Cardo analyse très longuement ces phénomènes, exprimant une position beaucoup plus objective et prudente que d'autres, qui ont évoqué pour de tels sites l'idée et la fonction anthropomorphisées de « centres de plaisir ».



Professeur Cardo, laboratoire de psychophysiologie, Université de Bordeaux

◀ *Rat en* **autostimulation** *; ce phénomène, une fois découvert, a donné lieu à de multiples expériences.*

Des expériences élégantes poursuivies par de Ruiter et Wiepkema montrent bien qu'aucun système n'est indépendant des autres ; il devient évident que les variables neuro-endocrinologiques *(variables motivationnelles)* et les contingences de renforcement correspondant à un groupe d'activités dans le comportement général d'un animal interagissent avec celles qui caractérisent d'autres groupes.

Ainsi, une substance comme l'aurothioglucose injectée à des souris a été longtemps considérée comme mimant chimiquement l'effet d'un blocage chirurgical du fonctionnement de l'hypothalamus ventromédian : les souris, hyperphagiques, devenaient obèses. Or, l'étude du partage temporel des activités de souris d'une souche CBA, avant et après injection intrapéritonéale d'aurothioglucose, donne les résultats suivants :

— *souris-témoins :* sommeil, 40 % ; toilette, 25 % ; alimentation, 10 % ; séquences brèves de boisson, construction de nid, séquences longues d'exploration, 25 % ;

— *souris injectées :* sommeil, 50 % ; toilette, 25 % ; alimentation, jusqu'à 70 % chez certains sujets ; peu d'exploration et d'autres activités.

Que le lien entre toutes ces activités qui se groupent soit d'ordre neuro-endocrine, qu'il soit supporté par le fonctionnement du système sympathique ou qu'il soit davantage exprimé par des variations des seuils des récepteurs périphériques, que les effets observés soient excitateurs ou dépresseurs, il n'en reste pas moins que ces interactions existent. Elles permettent sans doute de comprendre certaines des ambiguïtés du comportement. Elles montrent l'organisme comme un tout dont les parties s'isolent difficilement et conduisent à mieux poser les problèmes des interactions de comportements.

Ces problèmes se compliquent du fait des incompatibilités motrices de l'animal et du fait que l'environnement stimulant est souvent simultanément polymorphe.

Les conflits

Toutes ces interactions sont en général résolues assez aisément par l'animal en termes d'isolement vis-à-vis des autres d'un comportement qui s'exprime (*cf.* la règle de Steiner). Cependant, certaines interactions conduisent à une impossibilité de décision (*cf.* l'âne de Buridan) : on observe fréquemment, chez des animaux explorant un milieu familier, des Oiseaux engagés dans une opération de harcèlement sur un prédateur ou des animaux sur les limites de leurs surfaces territoriales, à la fois une tendance à fuir et une tendance à poursuivre qui s'opposent et qui, finalement, causent une tension extrême de l'individu. Une telle situation est appelée *conflit*.

Les éthologistes objectivistes ont fréquemment insisté sur les conflits entre le comportement agressif et le comportement sexuel. Ceux-ci vont, au maximum de leur intensité, jusqu'à occuper chacun une moitié du corps de l'animal. On pourrait, par exemple, interpréter la danse en zigzag de l'épinoche comme le résultat d'une opposition entre la tendance à se rapprocher de la femelle (peut-être pas très différente d'une tendance agressive) et la tendance à s'en éloigner et à se rapprocher du nid ; c'est ainsi que la moitié du corps du coq qui parade devant une poule se trouve très fléchie (fuite) et que l'autre moitié, opposée à la poule, est très étendue (attaque), ce qui amène le coq paradant à « valser » devant la poule.

Dans les cas où un conflit atteint de très forts niveaux d'intensité, comme dans certaines frayeurs, l'inhibition qu'il provoque est suffisamment étendue pour supprimer



Archivio Longo



D. Richard

▲ *A gauche, divers Oiseaux, et les Gallinacés en particulier, exhibent pendant la parade sexuelle ou pendant la parade agonistique certaines parties de leur corps, redressent la tête et divers organes érectiles congestionnés, le tout constituant un comportement complexe accompagné d'émission sonore. A droite, une mouette en posture de « regard fixe ».*

▼ *Les activités comme le toilettage (ici celui d'une foulque à côté de son nid) ou la construction, qui apparaissent souvent dans les cas de déplacement, font partie intégrante des séquences quotidiennes du comportement des animaux.*

toute possibilité d'action. Mais en général, l'impossibilité d'expression n'est pas totale et, souvent, on voit l'animal osciller entre deux manifestations incomplètes successives des comportements en cause. Il s'agit alors de manifestations *ambivalentes,* dont l'importance dépend des tendances en conflit. Tout cela, bien entendu, peut en réciproque servir de mesure comportementale aux états internes des animaux. En particulier, certaines activités végétatives (déféquer, uriner, émettre un son, etc.) accompagnent souvent les états de conflit; ces activités ont servi à mesurer l' « anxiété », l' « émotionalité » de l'individu (Broadhurst).

Un cas particulier plus intéressant encore est celui dans lequel, en cours d'expression d'un conflit de comportements, l'animal manifeste un ou quelques actes qui n'appartiennent ni à l'un ni à l'autre des comportements qui s'opposent. Ainsi, les animaux qui se battent interrompent de temps en temps la bataille pour effectuer des séquences alimentaires ou de toilettage par exemple. De telles activités sont dites de *déplacement,* et, dans la mesure où elles s'orientent dans l'environnement, en tenant compte de l'orientation en cours, elles sont dites *redirigées.* Dans l'optique objectiviste des années 1950, on les considérait comme induites par les activités en conflit. Cependant, dans un cas de conflit, ce n'est pas n'importe quelle activité déplacée qui se manifeste : des dindons qui se battent boivent s'il y a de l'eau, mais picorent s'il n'y a que de la nourriture solide sur le sol. La posture que manifeste un animal en cours de conflit influe sur la posture prise pendant les mouvements déplacés ; l'intensité et la « nervosité » avec lesquelles est effectuée l'activité déplacée dépendent de la phase et de l'intensité du conflit en cours.

Il faut toutefois remarquer que des activités comme le toilettage ou la construction, qui apparaissent souvent dans les cas de déplacement, font partie intégrante des séquences quotidiennes du comportement des animaux. Van Iersel et Bol (1958) faisaient justement remarquer que, chez des mouettes en couvaison, dans les séquences non conflictuelles, les toilettages encadrent des séries d'actes de couvaison : une forte tendance à couver « inhiberait » le toilettage, et celui-ci ne se manifesterait que lorsque les tendances à couver sont relativement faibles. De la même manière, en cas de fuite provoquée par une action du milieu extérieur, l'Oiseau couveur se trouve plongé dans un conflit entre la tendance à incuber et la tendance à fuir : il se pose alors à des distances variables de son nid suivant l'importance du conflit et s'engage dans un toilettage plus ou moins discontinu. Ces faits ont conduit à penser que l'opposition de deux tendances en conflit pouvait tendre à « désinhiber » des activités qui, normalement, sont tenues « inhibées » par l'une ou l'autre des tendances en cause.

Cependant, McFarland (1965-1966) a tenté de substituer à l'hypothèse de désinhibition celle de *frustration.* Il a attiré l'attention sur le fait qu'un animal ne peut manifester une attention soutenue pour les deux situations stimulantes d'un conflit et que l'activité qui prédomine est celle pour laquelle son attention s'exprime au mieux ; or, une frustration implique un changement d'attention et, dans ce cas, l'animal se tournerait vers d'autres stimuli que ceux correspondant à l'activité en cours. Un déplacement ne serait que la traduction d'une substitution d'attention. Cette hypothèse, qui met en cause l'attention et donc des phénomènes de vigilance, est certainement très fructueuse. Dans beaucoup de situations où s'observent des activités déplacées, en effet, le degré d'éveil est élevé et il est possible de lui attribuer une influence sur diverses activités et sur leurs intensités. Bindra suggère que, dans ce cas, les seules activités qui tendent à se manifester sont celles qui sont hautement habituelles ; cette suggestion semble confirmée par le fait que ce sont des activités alimentaires ou des activités de toilettage qui se manifestent lors des conflits.

Delius (1967) est parvenu, par une étude minutieuse du cerveau antérieur et du tronc cérébral de la mouette rieuse et du goéland, à délimiter des loci impliqués préférentiellement dans le comportement de toilettage. Leur stimulation à intensités variables provoque des comportements ou des postures comme : regard fixe dirigé vers le bas, picorage, bâillement, accroupissement, relaxation, sommeil. Des mouvements de mandibules, de secouage



D. Richard

de la tête, des mouvements latéraux de la queue peuvent être induits de la même façon.

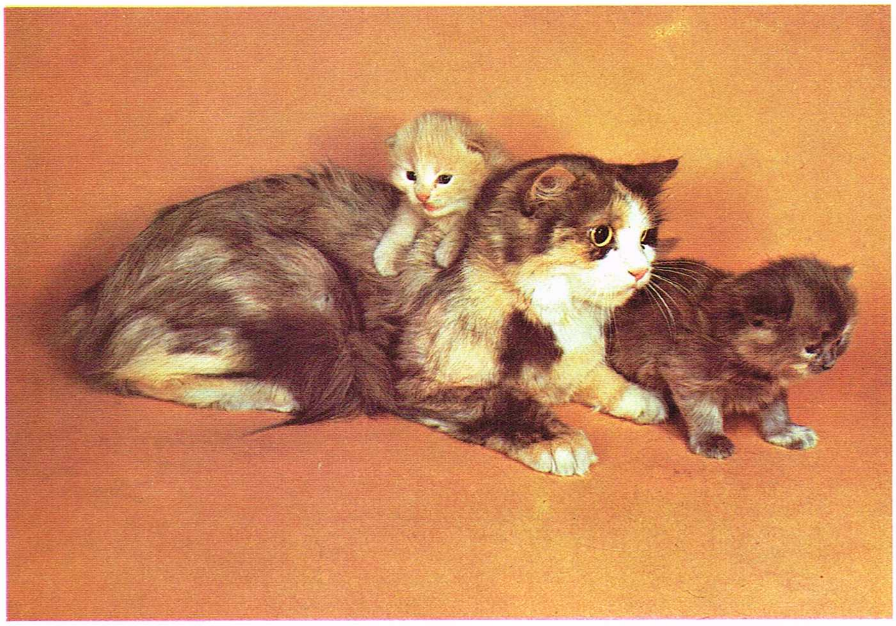
De ces faits, on peut déduire que les comportements de toilettage et peut-être d'autres sont plus ou moins sous le contrôle des mécanismes physiologiques et des réseaux nerveux responsables du sommeil. Or, si un conflit peut avoir un effet augmentateur de l'éveil, les comportements de déplacement, comme le toilettage, pourraient traduire la mise en jeu par l'organisme de l'animal d'un système de *feed-back* homéostasique qui, par appel aux mécanismes de l'endormissement, s'opposerait à l'excès de l'éveil dans lequel le conflit engage l'individu. Si cette hypothèse, déjà fortement étayée, se vérifiait dans les années qui viennent, les activités déplacées pourraient servir à la fois de mesure qualitative et quantitative aux états conflictuels de l'animal ; elles pourraient également mesurer son état général de vigilance dans l'environnement. Toutes ces propriétés en font effectivement des activités fort capables de porter des valeurs informationnelles précieuses et les désignent particulièrement aux pressions sélectives de l'évolution : ce sont elles qui se sont trouvées chargées de signification, sous la forme des ritualisations évoquées plus haut.

Les complexités de l'ontogenèse

L'interaction continue de la *maturation*, de l'*expérience* et de l'*apprentissage* caractérise le développement du comportement. La *naissance* d'un jeune se place de manières diverses dans ces continuums ontogénétique et phylogénétique ; elle est décrite comme l'arrivée de l'organisme dans un nouvel environnement complexe, hétérogène, très différent de l'environnement embryonnaire relativement monotone d'où, cependant, le jeune commençait sa communication préparatoire avec l'environnement futur (voir l'exemple, donné précédemment, du caneton dévocalisé). La naissance est à ce titre génératrice de nouvelles continuités, qui supporteront des changements importants du comportement.

Schneirla voit se constituer les premières étapes du comportement sur la base de dynamismes dans lesquels des *processus biphasiques d'approche et d'éloignement* jouent un rôle considérable. Ces processus, replacés dans les gradients des facteurs abiotiques de l'environnement (un stimulus de faible intensité ou à variation décroissante tend à évoquer des réactions d'approche ; un stimulus de forte intensité ou à variation croissante tend à évoquer des réactions d'éloignement), s'accompagnent de transferts de valeur possible des réponses par conditionnement de contiguïté des stimuli, dont l'effet quantitatif serait prioritaire sur l'effet qualitatif. A tout cela s'ajoutent, dans les stades postnataux, une *fonction tonique* (processus continus qui permettent une intensification de l'action) et une *fonction phasique* (processus en degrés venant de la répétition de phases accrues, courtes, temporaires), qui agissent sur le développement des centres de commande des comportements. C'est ainsi que les divers aspects du développement du comportement assurent les liens fonctionnels avec les milieux successifs par lesquels passe l'individu et qu'ils préparent les liaisons caractéristiques des étapes futures.

Dans un tel cadre ontogénétique, pour les Vertébrés supérieurs, l'environnement privilégié du jeune est constitué par la mère ; mais, à l'inverse, l'environnement privilégié de la mère est le ou les jeunes. Ainsi, la seule étude des initiatives de début de tétée prises par la mère ou les jeunes d'une portée de chatons montre trois phases successives : jusqu'à 3 semaines, c'est la mère qui manifeste pratiquement toutes les initiatives ; après 6 semaines, ce sont les initiatives des jeunes qui tendent à devenir prépondérantes ; entre ces deux âges, mère et jeunes se partagent les initiatives. Des phénomènes tout à fait semblables peuvent être décrits chez les singes (Harlow) : le nouveau-né développe très rapidement une forte réaction d'agrippement à la fourrure de sa mère (combinée à une exploration active de contact) ; cette réaction s'atténue vers la fin du 2e mois ; pendant ce temps, la mère développera (point culminant vers le 60e jour) des réponses positives à son enfant, qui se manifestent par le fait qu'elle ne lui permet pas de la quitter. Mais un peu plus tard (90e-100e jour), quand la vie sexuelle de la mère reprend, les réponses positives au jeune diminuent et des réponses négatives (indifférence, repoussement) s'observent en simultanéité à une recherche active par le



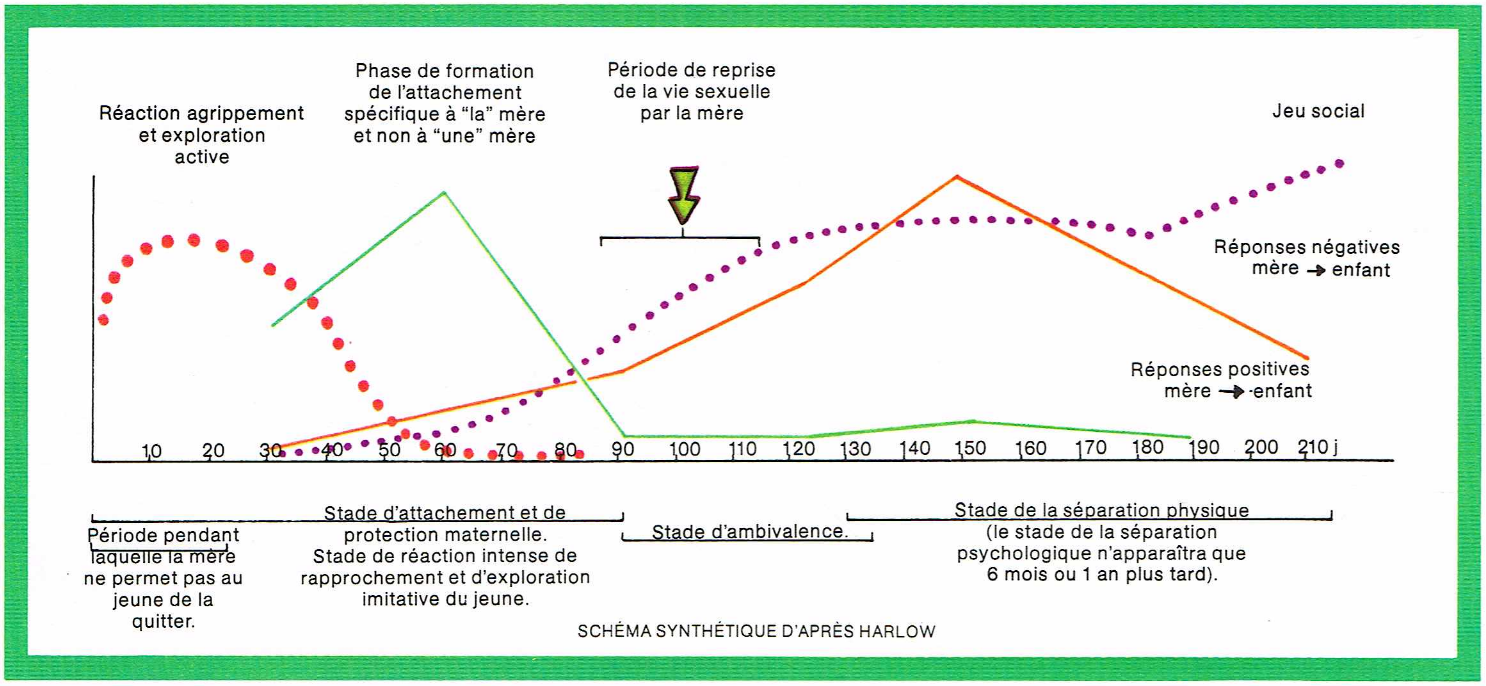
N. Myers

▲ ***Pour les Vertébrés supérieurs,* l'environnement privilégié *du jeune est constitué par la mère, de même que le ou les jeunes constituent* l'environnement privilégié *pour la mère.***

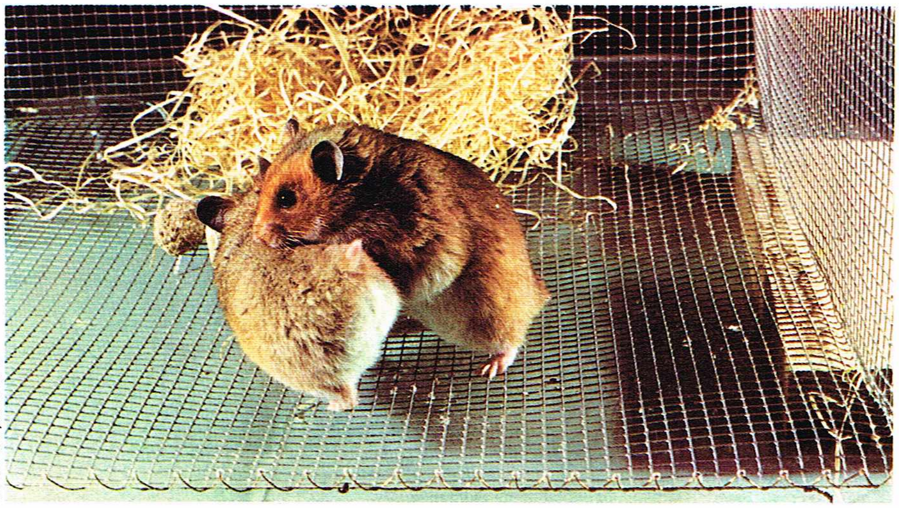


J.-C. Guyomarc'h

◀ ***La naissance d'un jeune (ici l'éclosion d'un poussin), se place de manières diverses dans les continuums ontogénétique et phylogénétique ; elle est génératrice de nouvelles continuités qui supporteront des changements importants du comportement.***



Richard Colin



J.-C. Guyomarc'h

▲ En haut, représentation schématique des concordances entre le comportement de la mère et le comportement du jeune chez le singe macaque. En bas, le hamster doré a servi de matériel pour de nombreux travaux sur l'intrication des transformations physiologiques et psychologiques de la mère et du jeune selon le mode d'élevage; ici, combat de deux mâles préalablement isolés.

jeune de la rencontre avec des congénères de sa classe d'âge.

L'intrication des transformations physiologiques et psychologiques de la mère et du jeune est abondamment mise en évidence dans les travaux de Rosenblatt, qui a été l'un des premiers à montrer les conséquences (parfois à très long terme) des manipulations plus importantes reçues de leur mère par les jeunes qui avaient, pour une raison ou une autre, provoqué des réponses de soins augmentées.

Morin et Gingras élèvent des hamsters dorés dans diverses conditions d'isolement ou de groupement, avec ou sans leur mère ou avec un substitut de mère (ratte). La comparaison à 3 mois et demi ou 4 mois des activités motrices des animaux dans un test d'*open-field* montre que les animaux élevés en groupe par leur mère marchent davantage que les autres; toutes les femelles marchent plus que les mâles, sauf celles élevées seules avec leur mère; de tous les hamsters étudiés, ceux qui ont été élevés avec des rats sont les moins actifs. A la répétition du test après 3 jours, on s'aperçoit que les animaux élevés en groupe par leur mère diffèrent davantage des autres après le second test qu'après le premier; cet effet est plus manifeste chez les mâles que chez les femelles. A l'inverse, les femelles élevées avec des rats sont, au second test, plus actives que les mâles élevés avec des rats.

Dans les rencontres mâles-femelles, les latences de premier contact sont plus courtes chez les hamsters élevés en groupe par leur mère, et ce davantage encore au second test. De la même manière, les temps de contact varient de façon significative. Il semble que l'expérience sociale acquise entre le 30ᵉ et le 50ᵉ jour soit fort importante pour augmenter le temps de contact, même si l'expérience d'abord acquise n'est pas spécifique (élevage avec des rats). On a pu montrer que l'expérience acquise par l'animal avant qu'il n'atteigne la maturité sexuelle contribue à l'action des hormones sur les centres nerveux et sur les structures périphériques responsables des schèmes spécifiques de comportement.

A l'inverse de l'exemple précédent, qui étudiait les réponses de jeunes au maternage, Lehrman assure que des Oiseaux et des Mammifères ayant déjà élevé des jeunes deviennent plus aptes à en élever d'autres et que, avec des différences spécifiques, toutefois, les injections d'hormones à des animaux expérimentés et non expérimentés conduisent à des effets différents.

Harlow, qui étudie les conséquences de divers modes d'élevage de jeunes macaques sur leurs comportements de jeu, de défense et de sexualité, montre que des jeunes élevés dans un isolement total depuis leur naissance jusqu'à l'âge de deux ans ne développent plus aucun des trois comportements. Ils vivent prostrés dans un coin de cage, repliés sur eux-mêmes et s'automutilent gravement les extrémités des membres. Si on les réunit en groupe de jeunes ayant subi un traitement similaire, ils se placent en contact étroit ventrodorsal les uns vis-à-vis des autres et s'immobilisent. Une rupture de l'isolement après 6 mois laisse persister des comportements de jeu rudimentaires, mais ne permet pas le développement des autres comportements sociaux. La rupture de l'isolement au bout de 80 jours permet une construction des trois comportements, mais chacun d'eux reste en partie désorganisé. L'élevage des jeunes par leur mère sans possibilité d'accès à d'autres jeunes permet un comportement de défense normal, un comportement sexuel subnormal, mais un comportement de jeu rudimentaire. L'élevage sans mère, mais avec d'autres enfants de même âge, permet une certaine organisation d'au moins deux des trois comportements, variable suivant les richesses des environnements des cages d'élevage.

Une analyse plus précise montre les effets comparatifs de l'élevage avec une mère normale et de l'élevage avec une « mère artificielle ». Cette dernière peut être une planche recouverte de fourrure, portant des « yeux », chauffée, etc. Or, tant pour leur capacité orale d'exploration dans l'environnement, pour leur expressivité faciale que pour le développement de leurs jeux sociaux, les jeunes singes élevés dans les deux conditions extrêmes montrent des capacités qui s'éloignent fortement. L'âge augmente souvent l'écart, mais il serait étonnant de voir celui-ci s'exprimer seulement en termes de comportement

du jeune : comme il a été dit plus haut, la mère et le jeune interagissent dans une transformation mutuelle de leurs comportements.

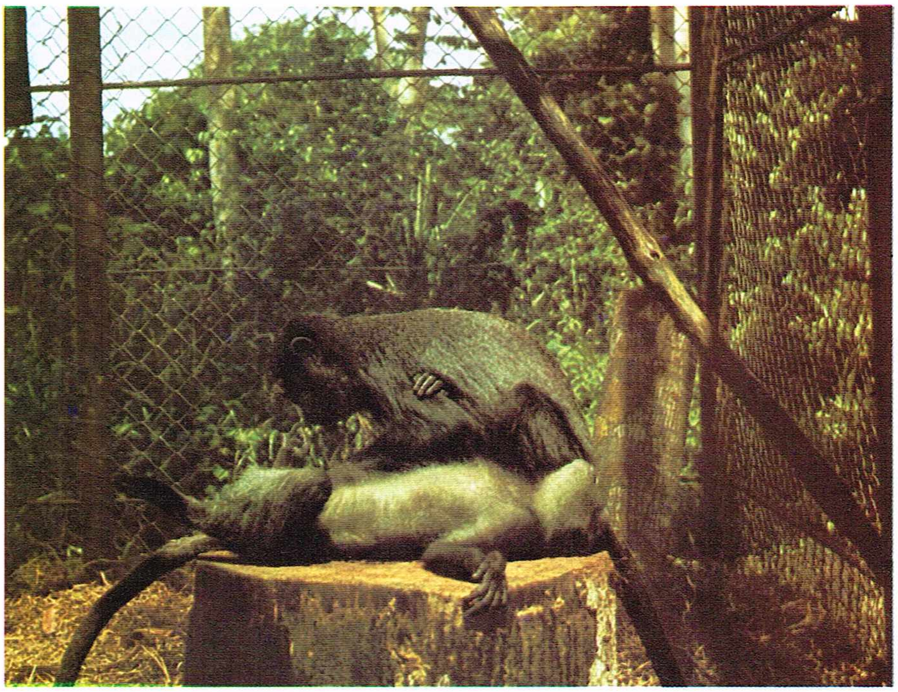
Si tous ces exemples sont fort importants, le rôle de variations fortuites dans les interrelations mère-jeunes est encore plus impressionnant. Barnett et Brun (1967) ont modifié la forme de l'oreille de jeunes souris en y découpant une petite entaille au poinçon (ou bien ils soumettaient chaque jour les jeunes à un froid modéré). Cette modification altère les comportements d'exploration ou de léchage de la mère sur les jeunes ainsi modifiés. Il s'ensuit, chez les jeunes, des taux accrus de développement de diverses structures morphologiques, de résistance au froid, de capacité reproductrice. Par ailleurs, les jeunes souris ainsi stimulées dans leur enfance maturent plus vite que les souris-témoins sur le plan du comportement. A l'opposé, des rats élevés à la main par l'expérimentateur très tôt après leur naissance manifestent ultérieurement une réduction de leur capacité à réaliser le comportement sexuel (Thoman et Arnold, 1968). L'élevage d'un rat unique par sa mère conduit aux mêmes extrêmes (Hard et Larsson, 1968).

Sans doute par généralisation hâtive, diverses méthodes d'éducation des enfants humains ont été élaborées à partir de ces expériences : par leur outrance même, elles étaient d'emblée vouées à l'échec. Il n'en reste pas moins que le rôle des environnements dans lesquels mûrit le jeune ne peut être surestimé. Les célèbres observations de Spitz sur l'hospitalisme en sont un exemple.

Ces divers stades de formation d'un lien interindividuel mère-jeune puis d'une séparation physique corrélée à la formation d'un lien interindividuel jeune-jeune, puis de la séparation psychologique constituent le décours obligatoire pour une adaptation totale de l'animal à son groupe. Étudiés dans le cadre de la réaction de poursuite des jeunes Oiseaux nidifuges, dont il a été question plus haut, ces problèmes ont conduit Lorenz à élaborer une théorie de l'*empreinte (Prägung)*, selon laquelle l'objet poursuivi par le jeune devient, lorsque l'individu atteint l'âge adulte, celui sur lequel on dirige préférentiellement les comportements sexuels. La réaction de poursuite devient alors un moyen de stockage d'informations (l'école de Bloch a montré que les caractéristiques neurophysiologiques de ce stockage peuvent se comparer à celles d'autres phénomènes de mémorisation), et celles-ci sont utilisées plus tard dans un autre contexte par l'individu, qui « apprend » en quelque sorte de sa mère les caractéristiques de la femelle future (dans la quasi-totalité des expériences, il s'agit de mâles...). Lorenz considérait cette situation comme rigide et irréversible à partir du stockage effectué dans une « période sensible » du développement du jeune. Cette conception a dû subir quelques aménagements en même temps que le phénomène d'empreinte était testé sur des Oiseaux nidicoles et sur des Mammifères, en même temps également que s'approfondissait l'analyse de l'attachement de la mère à son jeune et que se poursuivait l'étude longitudinale de diverses espèces.

Tout particulièrement depuis une quinzaine d'années, on étudie l'intégration d'effets de la poursuite de la mère et de l'établissement des relations sociales dans le groupe de jeunes qui l'accompagne. Guiton (1958) a montré que des poussins élevés en groupe pendant quelques heures, puis isolés avant le test, réalisent de meilleures performances de poursuite que des sujets totalement isolés d'emblée. Cependant, si l'expérience sociale est prolongée, les poussins s'imprègnent les uns aux autres et ne présentent plus de réaction de poursuite vers un objet mouvant. Sluckin et Salsen (1961) ont montré que des poussins élevés socialement pendant 21 heures et individuellement confrontés à un objet mobile pendant 3 minutes ne manifestent pas de réaction de poursuite ; après 3 heures d'isolement, les mêmes sujets suivent parfaitement. Par contre, après 48 heures d'expérience sociale spécifique et 3 heures d'isolement, aucun poussin ne réagit, alors que, si l'isolement est prolongé de 24 heures, des réactions de poursuite peuvent à nouveau être obtenues.

Si le début de manifestations d'une réaction de poursuite coïncide avec l'achèvement fonctionnel des liaisons sensori-motrices du système locomoteur du poussin (quelques heures), la fin de la période où cette réaction est possible se révèle beaucoup plus variable et dépend



A. Gautier



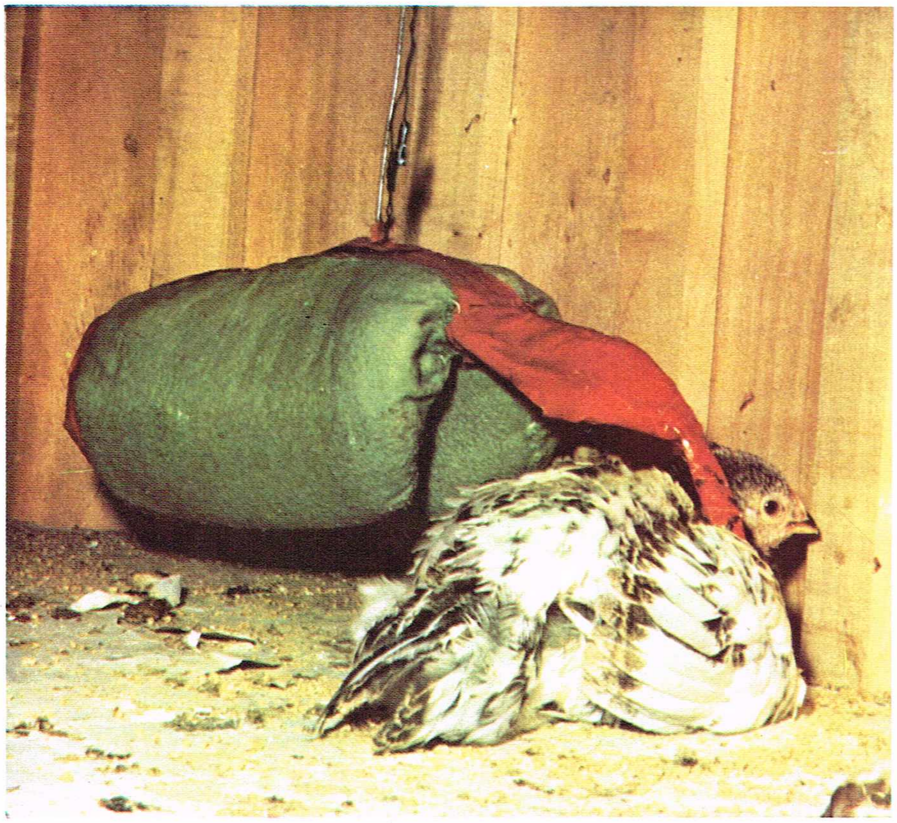
J.-C. Guyomarc'h

▲ ***Les activités sociales (en haut,* Cercopithecus nictitans*) venant après les relations mère-jeune (en bas, ouistiti) déterminent la richesse des comportements de chaque individu. A l'inverse les comportements d'animaux élevés sur des « mères » artificielles ou élevés dans l'isolement présentent d'importantes déviations.***

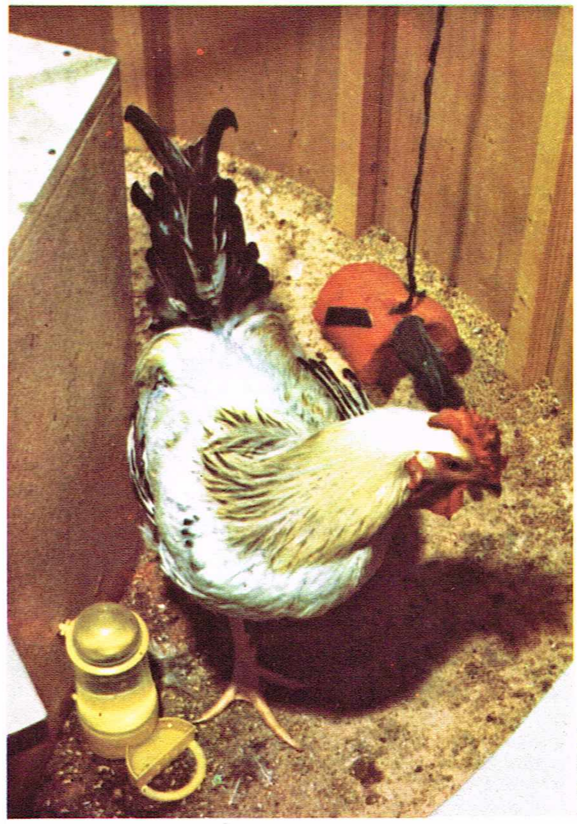
▼ ***Groupe mère/jeunes chez un Anatidé : réaction de poursuite impliquée dans le* phénomène d'imprégnation.**



Marka



J.-M. Vidal



J.-M. Vidal

▲ ***Les poulets âgés sont susceptibles, comme les plus jeunes, de manifester des comportements de poursuite (à droite) mais montrent, de plus, des phénomènes de régression tels que la reprise du comportement de blottissement (à gauche) et d'endormissement sous le modèle.***

de nombreux facteurs, parmi lesquels la durée de la stimulation d'entraînement occupe une place importante. En effet, la prolongation de cette stimulation montre qu'on peut encore déclencher la réaction de poursuite après la période soi-disant critique de 15 jours. En 1973, Vidal a étudié les capacités de poursuite d'un modèle par trois lots d'animaux : poussins de 0 à 15 jours, de 15 à 30 jours, de 30 à 45 jours. Il les a maintenus en compagnie du modèle pendant les 15 jours expérimentaux, alors qu'avant et après l'expérience ils se trouvaient en rapports directs avec un animal de leur âge, mais sans rapports directs autres que sonores avec d'autres animaux. Les poulets âgés sont susceptibles comme les plus jeunes de manifester des comportements de poursuite, mais ils montrent de plus des phénomènes de régression : reprise du comportement de blottissement et d'endormissement sous le modèle, reprise d'émissions sonores de poussins de quelques jours (avec un appareil phonatoire d'adulte !). La seule différence entre le premier et le troisième groupe, c'est qu'il faut aux plus âgés quelques jours d'habituation au modèle pour transformer leurs réactions primaires d'évitement en réactions de rapprochement. Ainsi, on peut affirmer que la succession des divers modes de relation de l'animal et de son milieu n'est pas programmée de manière rigide et linéaire, mais que l'individu peut répondre à des changements dans son environnement par un « retour » à des caractéristiques antérieures de son comportement.

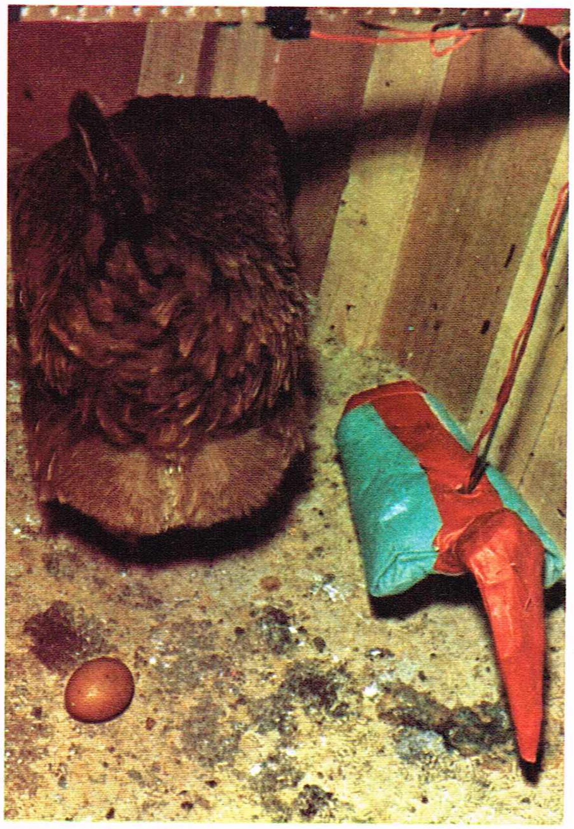
▶ ***Le coq adulte copule avec le modèle qu'il poursuivait dans les jours qui ont suivi sa naissance (à gauche). Le coq, élevé en isolement total, peut, dans les tests (à droite), orienter ses comportements sexuels à l'envers du sens habituel.***



J.-M. Vidal



J.-M. Vidal



J.-M. Vidal



G. Richard

▲ *A gauche, un poussin femelle a été familiarisé pendant une dizaine de jours après sa naissance à la présence continue d'un modèle coloré, animé, chauffant (à droite sur la photographie). Devenue adulte, la poule replacée dans les conditions de cette première familiarisation, vient le plus souvent pondre au voisinage du modèle manifestant ainsi son imprégnation. A droite, dans tous les groupes permanents à individus nombreux se créent des fonctions de communication. Ces fonctions sont intégrées au système des castes chez les Insectes sociaux comme les fourmis (ici, une fourmilière).*

La persistance de l'empreinte dépend naturellement des conditions de vie sociale après l'entraînement ainsi que, lorsque le groupe est nombreux et structuré, du rang hiérarchique du sujet à l'intérieur du groupe. Vidal a montré, en 1968, que lorsque des coqs sont élevés en groupe de mâles, le dominant sélectionne dans ses choix sexuels un partenaire identique à son congénère d'élevage, alors que le dominé préfère un objet de coloration différente. De la même manière, élevé en isolement total (Kruijt, Vidal), le coq oriente ses parades vers sa propre queue (autoperception) et peut, dans les tests, orienter ses comportements sexuels (lorsque leur expression est encore possible) à l'envers du sens habituel, cochant le modèle vers la partie antérieure et non vers la partie postérieure, occupé qu'il est à enserrer dans son bec la queue au lieu de la tête. Bien entendu, les conditions physiologiques de l'individu soumis au test (son âge en particulier) sont importantes : diverses expériences avec les Gallinacés (Guiton, Vidal) confirment la réversibilité plus ou moins rapide de l'imprégnation selon l'âge auquel est effectué le test, la durée de l'entraînement préalable et la quantité stimulante de l'objet d'empreinte utilisé.

Un des autres aspects de l'établissement du lien social au cours de l'ontogenèse chez les Gallinacés réside dans la plasticité des liens de communication auditive. On a souvent prétendu que les jeunes parvenaient à identifier le cri maternel de leur espèce sans aucun apprentissage apparent préalable. Guyomarc'h montre que les processus sont sans doute plus complexes et, une fois de plus, tirent parti de l'expérience embryonnaire. Chez le poussin, le cri d'activité normale (ou cri d'équilibre psychophysiologique), émis dès avant l'éclosion, est privilégié. L'ensemble des vocalisations juvéniles s'organise autour de lui. Ses qualités propres assurent la cohésion sociale, l'attraction interindividuelle dans les phases d'asservissement actif collectif du milieu par les groupes de poussins. Les mêmes qualités sont progressivement assurées par le gloussement maternel, qui, comme le cri d'équilibre du poussin, diminue la légère tension sociale créée par une réduction des distances interindividuelles. Comme il a été signalé plus haut, le gloussement maternel tirerait son origine ontogénétique du cri d'équilibre psychophysiologique, ce qui permet au jeune de s'autofamiliariser avec les modulations de fréquence du cri maternel au travers des émissions sonores qu'il produit lui-même dans l'œuf et d'y lier des éléments de valeur. Au contraire, tous les cris de déséquilibre, d'évitement, émis par le poussin dans l'œuf, qui sont des cris descendants, ne prendraient pas de valeur attractive après transposition dans le répertoire maternel. Reste un problème : celui de l'attraction préférentielle vers la mère et non vers les jeunes du groupe. Guyomarc'h, après Schneirla, l'attribue au fait qu'un cri détermine d'autant mieux une réponse d'approche qu'il est plus grave, ce qui est le cas de celui de la poule.

Le jeune, ainsi conduit progressivement à son état d'adulte, voit émerger la plénitude de ses capacités d'expression des comportements agonistes et sexuels. Cependant, dans le cadre naturel, il est loin d'être véritablement naïf. Son premier accouplement réussi sera, en définitive, l'aboutissement de nombreux échanges avec les autres individus de son groupe. Il sera tout à fait apte à se guider sur l'ensemble des contingences de renforcement de son milieu ainsi qu'à exprimer ses états physiologiques par des comportements progressivement adaptés, et à reconnaître des expressions similaires dans le partenaire. Les zigzags des parades agressives ou des parades nuptiales prennent alors toute leur valeur entre partenaires et aboutissent naturellement à la conclusion adoptée par la phylogenèse. Tout en surspécialisant certains comportements du répertoire par ritualisation, le groupe transitoire, constitué par les parents entourés de leurs jeunes ou par les partenaires sexuels, peut n'utiliser dans son maintien que les fonctions communicatives de certains organes bien caractérisés (chants, postures).

Le cadre social

Dans tous les groupes permanents à individus nombreux, comme les sociétés vraies (Grassé), la communication fixe des aspects particuliers de même que la morphologie et la physiologie atteignent des spécialisations nouvelles. Ce double processus aboutit à conférer à certains individus remarquables des fonctions communicatives qui leur appartiennent en propre. Ce phénomène atteint son maximum de rigidité dans le système des castes des Isoptères (termites) et des Hyménoptères Formicidés (fourmis). Il s'exprime dans une certaine mesure dans les systèmes hiérarchiques des Vertébrés, pour lesquels les schèmes moteurs exprimant les rôles dominants et ceux exprimant les rôles dominés diffèrent fondamentalement. De plus, « les sociétés vraies témoignent d'une accentuation de la tendance à l'enrichissement du code. Elle se traduit à la fois par la multiplication des types



Bruce Coleman - R. Böck



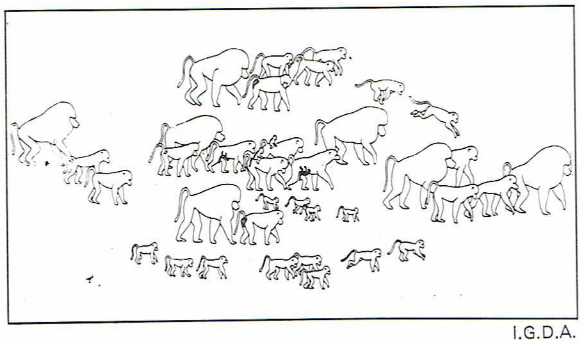
Bruce Coleman - S.-C. Bisserot

▲ *La plupart des Acridiens (et bien d'autres Insectes) réagissent au regroupement dense spécifique ou à l'isolement par des variations importantes de la morphologie, de la physiologie et de l'équilibre éco-éthologique (effet de groupe).*

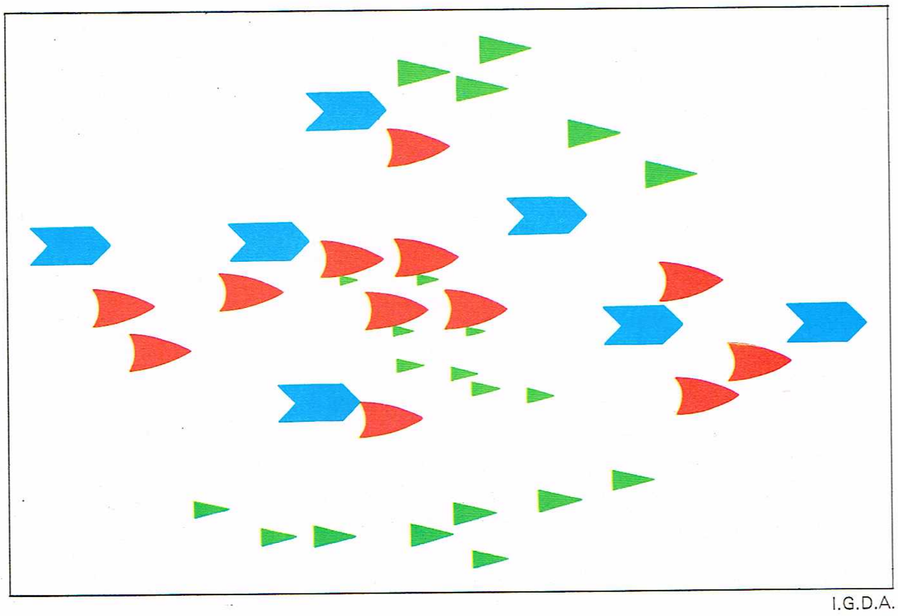
▼▶ *La troupe de babouins a une structure sociale précise qui se manifeste à tous les moments de la vie du groupe. Ici, les déplacements : ci-contre, on note que les femelles et les petits accompagnés par les mâles dominants sont au centre; autour d'eux, femelles en œstrus accompagnées chacune par un mâle; les juvéniles se dispersent à la périphérie; le groupe est précédé et suivi par les mâles adultes. Ci-dessous, représentation schématique du groupe : en bleu, les mâles; en rouge, les femelles; en vert, les jeunes.*

d'interactions spécifiques existant et par l'augmentation du nombre des consignes correspondantes » (Gervet). De plus, dans toutes les sociétés où jeunes et adultes se maintiennent en contact, certaines des fonctions de communications appartiennent aux premiers, d'autres aux seconds.

Les macaques, étudiés par les primatologues japonais depuis de longues années, peuvent servir à illustrer ce fait. L'approvisionnement régulier de bandes naturelles en produits alimentaires de base et en friandises a permis de montrer que ce sont les enfants dans la période de l'exploration proche de la mère qui, dans certaines bandes, goûtent les premiers aux aliments; les mères tentent d'abord de les en empêcher, puis s'intéressent à leur tour aux aliments étrangers, et l'habitude se généralise par elles de proche en proche à l'ensemble du groupe. La vitesse d'acquisition de ces « traditions » varie considérablement avec l'âge, les sujets les plus vieux étant en général les plus conservateurs. Cependant, les différences individuelles sont marquées, et certains individus appartenant à une classe d'âge et à un statut social déterminés sont plus curieux et plus adaptables que d'autres, apparemment similaires. Alors que le mâle dominant de la troupe du mont Takasaki hésita toujours à s'intéresser à un aliment nouveau, celui de la troupe du mont Mino apprit rapidement à tirer parti de ce qui lui était offert, et le comportement nouveau progressa plus vite dans cette troupe. La troupe de l'île Kopina « inventa » un comportement alimentaire non observé avant 1953 : le « lavage » des patates douces dans l'eau de mer avant consommation. Cette invention est due à une femelle d'un an et demi; elle s'est répandue par l'intermédiaire de la mère, des camarades de jeu, des frères et sœurs de l'animal pionnier; puis elle s'est transmise à d'autres troupes par l'intermédiaire de mâles solitaires qui passent d'un groupe à l'autre, diffusant les habitudes acquises.



I.G.D.A.



I.G.D.A.

Nous touchons ici au plus haut point de l'action comportementale sur l'environnement, à la fois parce que nous étudions des Primates et parce que nous étudions des animaux sociaux. Le développement des capacités de régulation des comportements liées à la structure plus complexe de l'encéphale permet une organisation plus élaborée des interrelations. Mais aussi, la longue maturation ontogénétique du jeune Primate dans le cadre d'une société organisée permet la transmission de caractères propres au groupe (tradition, protoculture), lesquels vont donner de nouvelles capacités d'adaptation dans l'environnement.

Les chimpanzés, étudiés par Jane Goodall, sont un autre exemple de ces capacités. Leur utilisation, dans les conditions naturelles, d'outils simples préparés dans un but déterminé, ne peut manquer d'évoquer les multiples travaux du début du siècle, auxquels sont attachés les noms des Kellog, de Koehler, de Khots, de Guillaume et de Meyerson. Dans ces recherches, on a conduit très loin l'utilisation des capacités manipulatrices du chimpanzé; on s'est approché de la symbolisation et l'on a décrit les capacités d'intégration des aspects quantitatifs de l'environnement. Les expériences, maintenant assez largement diffusées, des Gardner (apprentissage d'un langage de sourds-muets par une femelle chimpanzé) ou de Premack (apprentissage de symboles par d'autres chimpanzés) ouvrent des voies complémentaires aux interprétations. Elles prouvent en effet (tout comme les expériences antérieures de Koehler sur la capacité de dénombrement des Oiseaux) que certains individus de certaines espèces animales sont susceptibles d'abstraction; mais leur système de communication utilise très mal ces abstractions et les acquis culturels d'un individu semblent ne pouvoir être transmis à d'autres qu'à travers des apprentissages en contact direct avec le réel.

Pour la plupart des éthologistes actuels, c'est cette différence qui sépare le fait de la communication du fait du langage. Ainsi, il est à présent établi que, contrairement à ce qu'on avait pu croire il y a 30 ans, l'abeille, dans ses communications avec des congénères, n'utilise en aucune mesure un langage de concepts abstraits. Actuellement, seule l'espèce humaine, et c'est une de ses caractéristiques, a fondé sur un *premier système de signalisation* (suivant les dénominations pavloviennes), inséré dans le concret, un *second système de signalisation* purement abstrait (langage articulé, parlé, écrit, transmis).

Conclusions

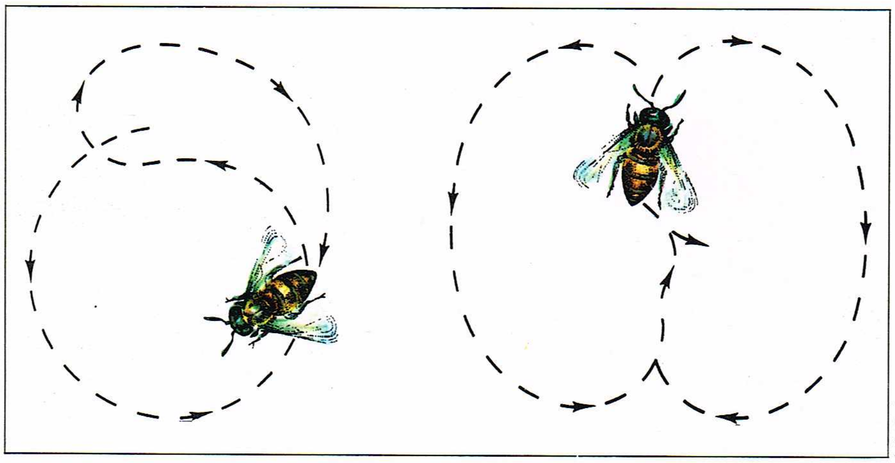
Tous les travaux évoqués ci-dessus nous ramènent donc au cas de l'*Homo sapiens,* dont il n'est pas inutile de répéter qu'il ne peut s'interpréter que dans le continuum évolutif. A aucun moment, il n'apparaît nécessaire d'établir des barrières dans le fonds commun d'organisation continue des comportements des animaux. Toutefois, chaque espèce actuelle a développé ses modalités propres d'interactions avec l'environnement, et il n'est pas toujours aisé de distinguer dans les comportements ce qui est homologie et ce qui est analogie (R.D. Martin).

Une des méthodologies de l'objectivisme actuel (Eibesfeldt) consiste à rechercher chez les Mammifères et, en particulier, chez l'homme, des actes moteurs similaires (soulèvement des sourcils, exploration visuelle simultanée d'autres comportements, mouvements de groupes, etc.). Les études d'enfants sourds et aveugles de naissance, d'enfants phocomèles, etc., paraissent apporter des arguments similaires à ceux du Kaspar Hauser, de l'isolement. Mais il s'agit toujours de comparaisons ponctuelles, auxquelles il vaut certainement mieux substituer une étude longitudinale de l'incorporation de la culture et de la biologie au cours de l'ontogenèse. Plutôt que de référer un comportement à l'innéité, il vaudrait mieux déterminer non qu'il existe, mais comment il est utilisé dans le cadre des relations sociales propres à chaque culture. Il est important d'étudier l'homme pour lui-même avant de lui transférer simplement les concepts qui proviennent d'autres animaux (phylogénétiquement aussi âgés que lui). A ce sujet, des études particulièrement importantes sont en cours actuellement sous l'impulsion de Tinbergen, dans le groupe dirigé par Blurton Jones. Ils vont donner à la structure du comportement humain une dimension nouvelle, grâce à l'utilisation d'une méthode éthologique d'observation de l'enfant qui renouvelle les conclusions des psychologues (Piaget, Wallon).

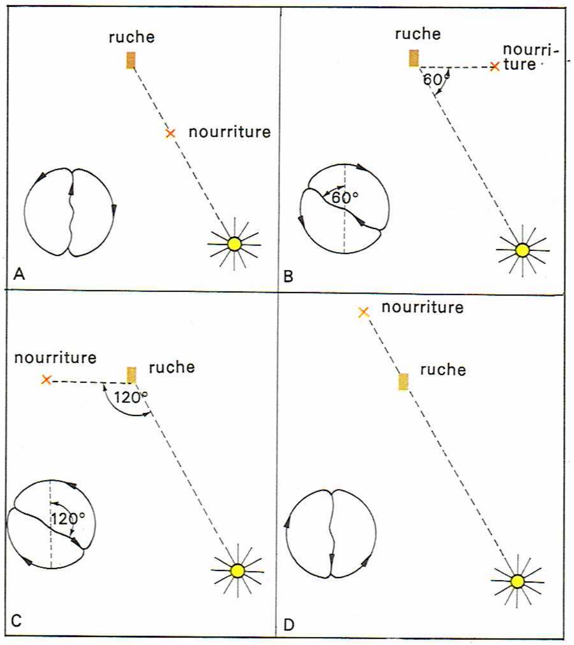
L'émergence évolutive de l'homme est remarquable par ses caractères et par sa rapidité. Dans l'adaptation de l'homme à son environnement, la culture est aussi significative que l'environnement physique. C'est pourquoi on ne peut pas discuter de la base biologique du comportement humain sans faire référence aux caractéristiques culturelles fondamentales (pas plus qu'on ne peut discuter d'adaptation animale sur la seule base d'une analyse réflexologique). Cela d'autant plus que, chez l'homme, les systèmes neuro-endocriniens qui sous-tendent les comportements des autres Mammifères ont un rôle moins strict vis-à-vis d'autres systèmes de régulation. Il existe certainement des bases biologiques au comportement humain, mais elles ne peuvent être révélées simplement par un « épluchage de l'oignon comportemental » (R.D. Martin) qui séparerait les phénomènes culturels les plus manifestes. Ces phénomènes, que Crook (1968) réfère à des « concomitants culturels de la socialisation expérimentés pendant l'enfance et l'adolescence », sont partie intégrante de la construction du comportement humain. Cependant, l'explication de l'évolution humaine a souvent été biaisée (peut-être sous l'influence de certaines options darwiniennes) par le rôle trop exclusif donné aux activités du mâle, alors que les rôles des femelles et des jeunes étaient pratiquement ignorés.

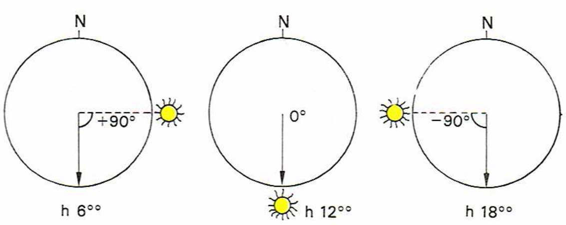
Au cours de son ontogenèse, l'homme passe par des périodes qui ne sont pas sans rappeler (si on n'oublie pas l'intégration individu/environnement) certains niveaux d'« éveil » de la phylogenèse ; mais l'appartenance du jeune à un groupe social capable de transmettre une culture marque profondément les diverses étapes de son développement.

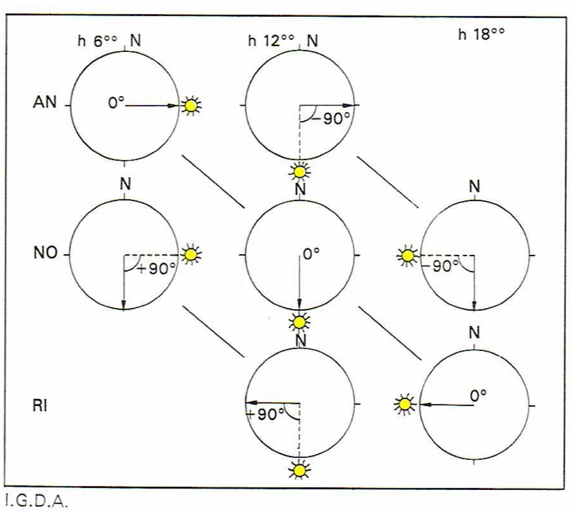
Le jeune de 2 ans se distingue peu dans son action d'essais et erreurs sur l'environnement d'un chimpanzé de son âge. Mais à partir de 4 ans, une distinction radicale s'établit grâce à l'utilisation de plus en plus fréquente du langage abstrait. L'enfant s'attache alors à résoudre mentalement, sans tâtonnement direct, les mêmes problèmes dont il découvrait précédemment la solution par l'action matérielle. Au cours de cette période transitoire, l'efficacité mesurée en rapidité de résolution décroît, mais très vite le langage permet de poser les opérations dans un système abstrait de significations, où les relations critiques ne sont plus seulement celles de l'organisme avec les choses, mais encore celles des choses entre elles. Il devient l'outil fondamental, peut-être le plus caractéris-



I.G.D.A.







I.G.D.A.

◀▲ Les abeilles communiquent par des moyens complexes décrits par von Frisch et son école. En haut, la « danse » en rond (à gauche) et la « danse » en 8 (à droite) constituent un aspect moteur d'un comportement complexe dans lequel sont impliquées des informations odorantes, tactiles, sonores. Ce comportement est suivi, interrompu et pour partie répété par d'autres abeilles. Dans ce comportement se trouvent des informations quantitatives et qualitatives sur les sources de nourriture, leur position, leur distance vis-à-vis de la ruche (schéma ci-contre, A, B, C, D). Bien qu'une « horloge » permette de tenir compte du déplacement apparent du Soleil (schéma, au centre), beaucoup d'informations sur le milieu ne sont pas fournies, et, en aucune manière, ceci ne peut être considéré comme un langage abstrait. Si une abeille qui récolte au sud de sa ruche à midi (cercles du milieu du schéma du bas, NO) est soumise à une anticipation de 6 h du lever du soleil (transport de 6 fuseaux horaires vers l'est) elle récoltera à l'ouest de sa ruche, c'est-à-dire dans la direction où se trouvera le soleil au lieu de transport à 18 h (RI). Par contre, si elle est soumise à un retard de 6 h du lever du soleil (transport de 6 fuseaux horaires vers l'ouest), elle récoltera à l'est de sa ruche, c'est-à-dire dans la direction où se trouvera le soleil au lieu de transport à 6 h (AN). Après un certain délai dans le nouveau milieu, l'« horloge » de l'abeille se règle à nouveau sur les repères astronomiques du lieu.



Bruce Coleman - J.-R. Brownlie

▲ ***Les grandes termitières représentent l'organisation, par une société, d'un milieu abiotique particulier, réglé dans ses variations par les animaux eux-mêmes et qui fait partie de l'homéostasie sociale.***

tique de notre espèce, celui sans lequel, en tout cas, aucune évolution technologique n'eût été possible. Vivant jusqu'à sa 6e année dans un univers de régulations éco-éthologiques marquées par l'égocentrisme, le jeune enfant se dégage peu à peu de ce type d'échanges pour s'ouvrir à la perception du monde des rapports objectifs et des causalités. Une nouvelle période (6 à 12 ans), où les intérêts intellectuels et moteurs l'emportent sur les autres, prépare l'état de puberté ; cependant, l'ensemble du développement ultérieur sera fonction des niveaux d'équilibre ou de déséquilibre établis antérieurement.

Dans la transformation évolutive qui aboutit à l'espèce humaine, la perte de la queue, l'acquisition d'une stature bipède, la perte de la mobilité des oreilles, la grande importance de la vision, la transformation morphologique de la tête, avec en particulier le modelage de la face, ont concentré sur cette dernière un très grand nombre d'actes moteurs importants, qui ne sont d'ailleurs pas tous « nouveaux ». Ceux-ci servent de base à l'établissement des rapports interindividuels avec les semblables et, dans une certaine mesure, avec les animaux d'autres espèces. Bien entendu, ces caractères s'accompagnent de l'évolution du cerveau, de celle de la main et de celle de l'appareil phonatoire. Dans cet ordre d'idée, la mise en place du comportement réciproque de sourire entre la mère et l'enfant est tout à fait importante. Étant donné l'importance de la région céphalique pour l'espèce humaine, c'est vers la tête que se déplacent ou se reportent la plupart des actes moteurs de l'homme en cas de conflit : se gratter le crâne ou le nez, se frotter le menton, se mordre les lèvres, se ronger les ongles, etc. Cependant, beaucoup d'expressions faciales s'observent en synergie avec d'autres éléments moteurs, concernant la posture, les rythmes cardiaques ou respiratoires ou sécrétoires (rire, pleurer), les mouvements d'ensemble (danse avec ou sans masque), les attitudes (« domination », « déférence », « prosternation », etc.).

Une des autres caractéristiques de l'homme, qu'il partage au plus haut point avec les Insectes sociaux, réside dans une restriction artificielle de l'environnement dans lequel il vit. En se reconstruisant un milieu à variations « tamponnées » (voire nulles) dans son habitat, ses travaux, ses loisirs, l'homme attend des stimuli de forme connue (familiarisation) qui assurent une certaine stabilité à ses activités, en canalisant davantage qu'elle ne peut l'être chez les animaux sa perpétuelle « course aux stimuli » (D. Morris). Cette course est d'ailleurs souvent, à cause de l'impact sur l'individu des systèmes socio-économiques dans lesquels il se trouve, une course aux suprastimuli (travail acharné, alimentation surabondante, consommation intense d'excitants ou de déprimants, utilisation de vêtements, de produits de beauté et de parures hautement élaborés). Dans la société dite « occidentale », tout l'arsenal de la publicité exploite abondamment cette recherche du stimulus supranormal.

Deux aspects fondamentaux confèrent aux comportements de l'homme un degré d'intégration particulièrement élevé : d'une part, les capacités de rétention mnémonique et d'utilisation des informations ainsi stockées sont incomparablement plus fortes que dans les autres espèces ; d'autre part, la vie au sein de groupes puis de sociétés de plus en plus nombreux, a permis le développement d'une nouvelle forme de fixation et de transformation de l'information : la culture.

De même, les propriétés de systématisation, de transfert, de signification donnent au comportement de l'homme un caractère particulier : les actes cessent d'être les seuls véhicules de transmission des informations, et le véritable support de l'échange social devient le langage articulé, qui facilite la valorisation continuelle des messages.

Cela permet à l'homme de ranger les événements en classes d'équivalences, d'établir des relations de probabilité entre des événements appartenant à des classes variées, de conjuguer ensuite des causalités qui serviront à créer un système formalisé de traitement de toute l'information qui lui est transmise. Cette véritable fonction d'assimilation de l'information rend l'homme capable de dominer et d'utiliser très largement son environnement. C'est elle qui permet à la conscience d'émerger du réseau complexe des relations établies.

Le travail devient une action systématique, organisée en vue d'un effet à produire, effectuée en commun par les hommes et destinée à créer des objets ou des valeurs utiles au groupe. Cette action, préfigurée par la stigmergie, devient fondamentalement modificatrice grâce à l'outil, qui prolonge le corps de l'homme et prend une valeur abstraite fonctionnelle, et grâce à une organisation consciente de la production sociale dans laquelle la production et la répartition sont planifiées. C'est donc la transformation de la nature par l'homme, et non la nature en tant que telle, qui devient le facteur le plus essentiel et le plus direct de la pensée humaine.

Cependant, si l'intelligence de l'homme a grandi dans la mesure où il a appris à modifier son milieu, ce n'est pas l'individu, mais la société, qui accomplit des progrès continus. Ainsi, l'homme, espèce parmi les autres du règne animal, manifeste ses possibilités et ses caractéristiques. Celles-ci ne peuvent être comprises que par l'utilisation de la même méthode éthologique permettant d'atteindre les caractéristiques et les possibilités des autres espèces animales : une méthode qui se donne comme but non la recherche d'un invariant facilitant des classifications simplificatrices, mais bien plutôt la recherche des descriptions dynamiques de structurations ontogénétiques ou phylogénétiques des ensembles interagissants, constitués par le matériel héréditaire et les interférences fonctionnelles qu'il entretient par l'intermédiaire de la morphogenèse et de la construction physiologique avec des environnements abiotiques ou biotiques successifs.

BIBLIOGRAPHIE

The Biology of Brains, in *Institute of Biology Symposium,* n° 21, Ed. W.B. Brougton, Blackwell Scientific Publ., 1974. - DOBZHANSKY Th., *l'Évolution humaine.* - EIBL EIBESFELDT, *Éthologie : Biologie du comportement,* in *Naturalia et Biologia,* Jouy-en-Josas. - McFARLAND, *Feed-back Mechanisms in Animal Behaviour,* Acad. Press, 1971. - GOTTLIEB G., *Behavioral Embryology,* Acad. Press, 1973. - HINDE, *Animal Behaviour,* McGraw-Hill, 1970. - HINDE et STEVENSON, *Contraints of Learning,* Acad. Press, 1973. - MAIER et SCHNEIRLA, *Principles of Animal Psychology,* Dover Publ., New York, 1964. - MOLTZ H., *The Ontogeny of Vertebrate Behaviour,* Acad. Press, 1971. - RICHARD G., *les Comportements instinctifs,* P.U.F., 1975. - TINBERGEN N., *The Animal in Its World,* George Alley, 1973.

PALÉOBIOGÉOGRAPHIE

Les provinces

La biogéographie étudie la répartition géographique des plantes et des animaux ainsi que les causes de cette répartition. Cette répartition varie au cours du temps : elle est liée à des facteurs d'ordre géologique, climatique, etc. Pour l'étudier, on dresse des cartes biogéographiques à l'aide des connaissances géologiques (paléontologiques, stratigraphiques).

On a établi, avec une relative précision, des provinces paléogéographiques du monde pour chaque époque depuis le Cambrien.

Ainsi, on distingue les différentes provinces de cette ère grâce aux Trilobites (ces derniers sont de bons fossiles, très nombreux ; le tégument chitineux de leurs mues est bien conservé). A cette époque, la vie dans les mers était très riche ; elle comprenait plus de 1 500 espèces d'Invertébrés : 60 % d'entre eux étaient des Trilobites et 30 % des Brachiopodes. Cette suprématie des Trilobites s'exprime par un grand nombre d'espèces, qui comptent elles-mêmes beaucoup de représentants.

Du point de vue de leur biologie, les Trilobites sont dans leur ensemble des animaux marins, absents des milieux littoraux (on les trouve entre les Brachiopodes et les Graptolites plus profonds). Leur milieu biologique est variable. On remarque que la fréquence des Trilobites varie en sens inverse de celle des Brachiopodes. Après une vie larvaire planctonique, les adultes sont soit benthiques (harpes), soit nectiques (longue épine frontale), soit planctoniques (long pédoncule oculaire).

Les larves et les petits adultes planctoniques sont répandus et communiquent facilement entre les provinces.

		M. d'années
QUATERNAIRE	Holocène Pléistocène	 — 2
CÉNOZOIQUE ou TERTIAIRE	Pliocène Miocène Oligocène Éocène Paléocène	 — 25 — 38 — 65
MÉSOZOIQUE ou SECONDAIRE	Crétacé Jurassique Trias	— 140 — 200 — 225
PALÉOZOIQUE ou PRIMAIRE	Permien Carbonifère Dévonien Silurien Ordovicien Cambrien	— 280 — 345 — 400 — 440 — 500 — 570
PRÉCAMBRIEN	Protérozoïque Archéen	— 2 400 — 4 500

Les Trilobites présentent des formes très variées, dont l'évolution s'est effectuée en 250 millions d'années. Au cours du Cambrien, s'est produite l'extinction de certaines familles (notamment les *Redlichiidae* à la fin du Cambrien inférieur). D'autres familles dérivent d'une branche en extinction : *Paradoxides* est issu des *Olenellidae ;* par contre, les Paradoxides de Sibérie auraient une origine différente (convergence de forme en des endroits éloignés). Dans ses grandes lignes, l'évolution des Trilobites s'est faite par un accroissement de l'ornementation céphalique, la régression des sillons glabellaires, la régression de l'œil et la pygidation.

Les Trilobites ont eu une évolution rapide au Cambrien, ce qui nous permet en 70 millions d'années (de —570 à —500) de distinguer trois périodes : Cambrien inférieur, moyen et supérieur. Durant chacune d'elles, on retrouve les mêmes provinces : les deux principales sont la province Atlantique (terres situées de part et d'autre de l'Atlantique actuel), et la province Pacifique (pourtour du Pacifique).

Les provinces au Cambrien

Au **Cambrien inférieur**, on distingue deux provinces :

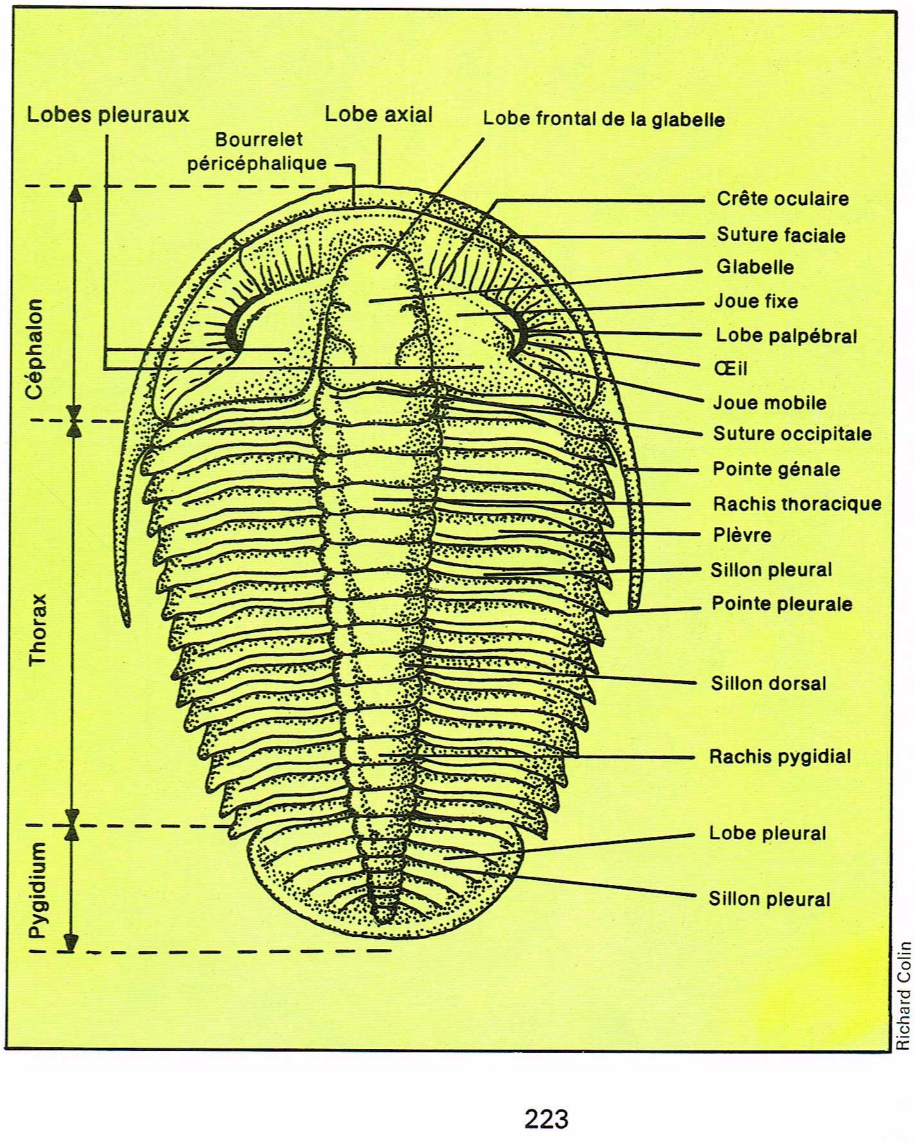
— la *province à* Olenellus (représentant de la sous-famille des *Olenellinae*), ou *province Atlantique*, englobe l'Amérique du Nord, l'Écosse et la Scandinavie. La famille des *Olenellidae*, bien représentée, est caractérisée par une taille petite, souvent plate, à pygidium peu développé (un seul segment), à céphalon sans suture, à glabelle avec de nombreux sillons latéraux, à pointes génales normales et yeux bien développés. Le sous-ordre des *Olenellina* ne dépasse pas le Cambrien inférieur ;

— la *province à* Redlichia (représentant de la sous-famille des *Redlichiinae*), ou *province Pacifique,* englobe la plus grande partie de l'Asie et de l'Australie. Comme le genre *Olenellus,* la famille des *Redlichiidae* ne dépasse pas le Cambrien inférieur. Par rapport à *Olenellus,* les *Redlichiidae* ont des pointes génales plus longues, une crête oculaire unissant les yeux à la glabelle, plus allongée et étroite ; la suture céphalique est de type opisthoparia.

La limite des deux provinces n'est pas toujours très nette. Ainsi, au Maroc et en Espagne, on trouve des représentants des *Olenellidae* et des *Redlichiidae*. D'autre part, certaines espèces ont des localisations très particulières : par exemple, *Bonnia* est observé au Groenland et en Amérique du Nord.

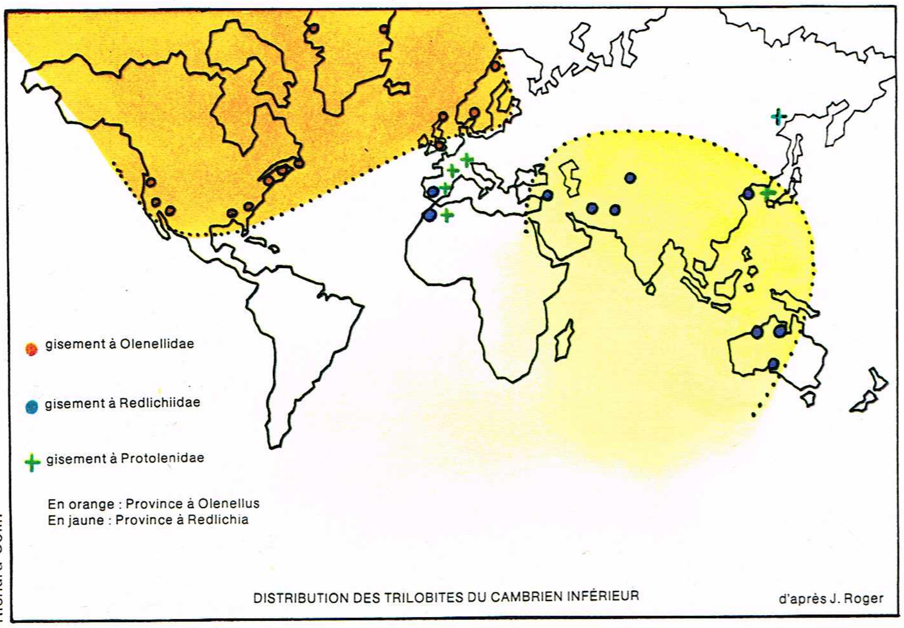
Au **Cambrien moyen**, on distingue également deux provinces :

— la *province à* Paradoxides s'étend sur la Scandinavie, l'Europe occidentale, l'Afrique du Nord et Terre-

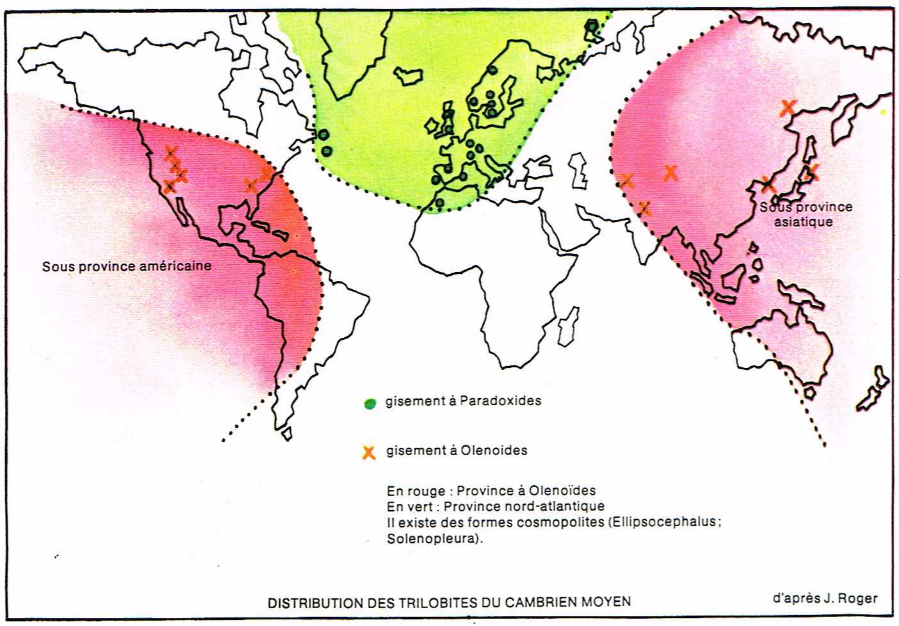


▼ *A gauche, tableau chronologique. A droite, représentation schématique de* **Ptychoparia striata**, *un Trilobite (Acadien moyen).*

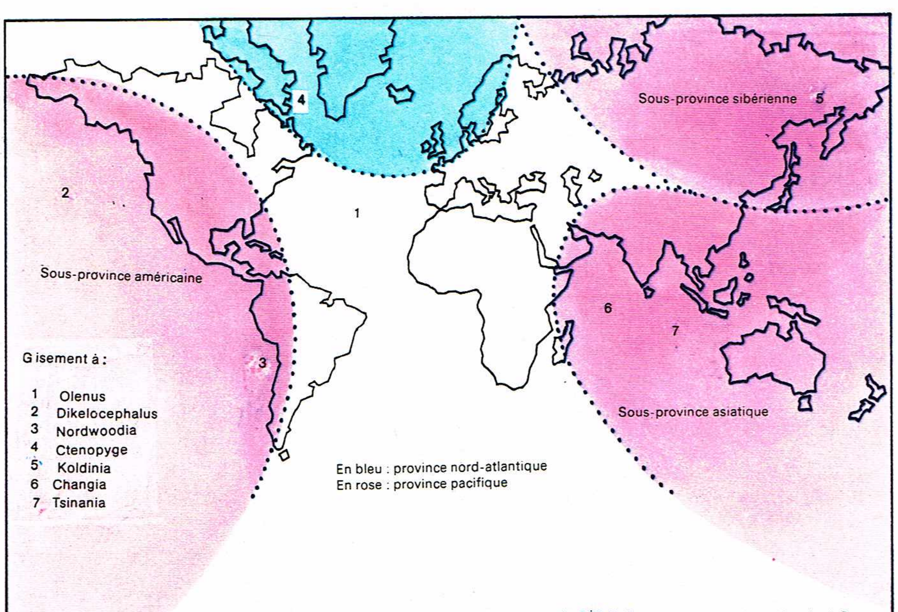
Richard Colin



Richard Colin



Richard Colin



Neuve. *Paradoxides* se caractérise par son petit pygidium et sa suture opisthoparia (les pointes génales font partie des joues mobiles) ;

— la *province à* Olenoides englobe la province Pacifique avec l'Amérique. Le genre *Olenoides* a un pygidium bien développé et plusieurs épines marginales (4 à 8 paires). La province à *Olenoides* est divisée en deux sous-provinces : asiatique (famille des *Damesellidae*) et américaine. Certaines formes sont cosmopolites : notamment, *Ellipsocephalus*, de la famille des *Ellipsocephalidae* (en Europe, au Maroc, à New Brunswick, en Australie), et *Solenopleura*, de la famille des *Solenopleuraceae*. On suppose qu'il y avait des communications faciles entre les provinces.

Au **Cambrien supérieur**, on distingue deux provinces avec quelques caractéristiques :

— la *province Nord-Atlantique à Olenellidae* (*Olenus* en Scandinavie) ;

— la *province Pacifique à Dikelocephalidae*, découpée en trois sous-provinces : américaine, très riche en Trilobites, asiatique, et sibérienne. Certaines formes sont cosmopolites : il s'agit de *Crepicephalus* (Amérique du Nord, Sibérie) et de *Saukia* (Amérique du Nord, nord-est de l'Asie).

Problèmes posés par l'établissement des provinces

Si l'on compare les trois cartes correspondant aux trois périodes précédemment énumérées, on s'aperçoit qu'au Cambrien inférieur on ne trouve de Trilobites ni en Amérique du Sud, ni au centre de l'Afrique. Aussi peut-on se demander s'il y avait une mer au niveau de ces régions ou s'il s'agissait d'une partie émergée. On constate, en outre, que si entre le Cambrien inférieur et moyen, la province Atlantique garde le même nom, en fait elle subit un déplacement vers l'ouest. Dans ce cas, la faune de *Paradoxides* dérive-t-elle des Olenellidae? Enfin, la spécialisation des provinces en sous-provinces est plus nette au Cambrien supérieur qu'aux époques précédentes. Ces observations posent plusieurs problèmes : choix du groupe étudié, évolution, temps recouvert par chaque carte ; en effet, sur chaque carte on projette toute une période (quelques millions d'années). D'autre part, les provinces sont établies à partir d'un seul groupe et doivent refléter des unités de vie distinctes.

Les Trilobites se sont éteints à la fin du Primaire.

Étude des végétaux fossiles : la paléobotanique

La répartition des végétaux se modifie au cours du temps, soit que l'espèce s'étende ou régresse (dissémination), soit que le milieu se modifie.

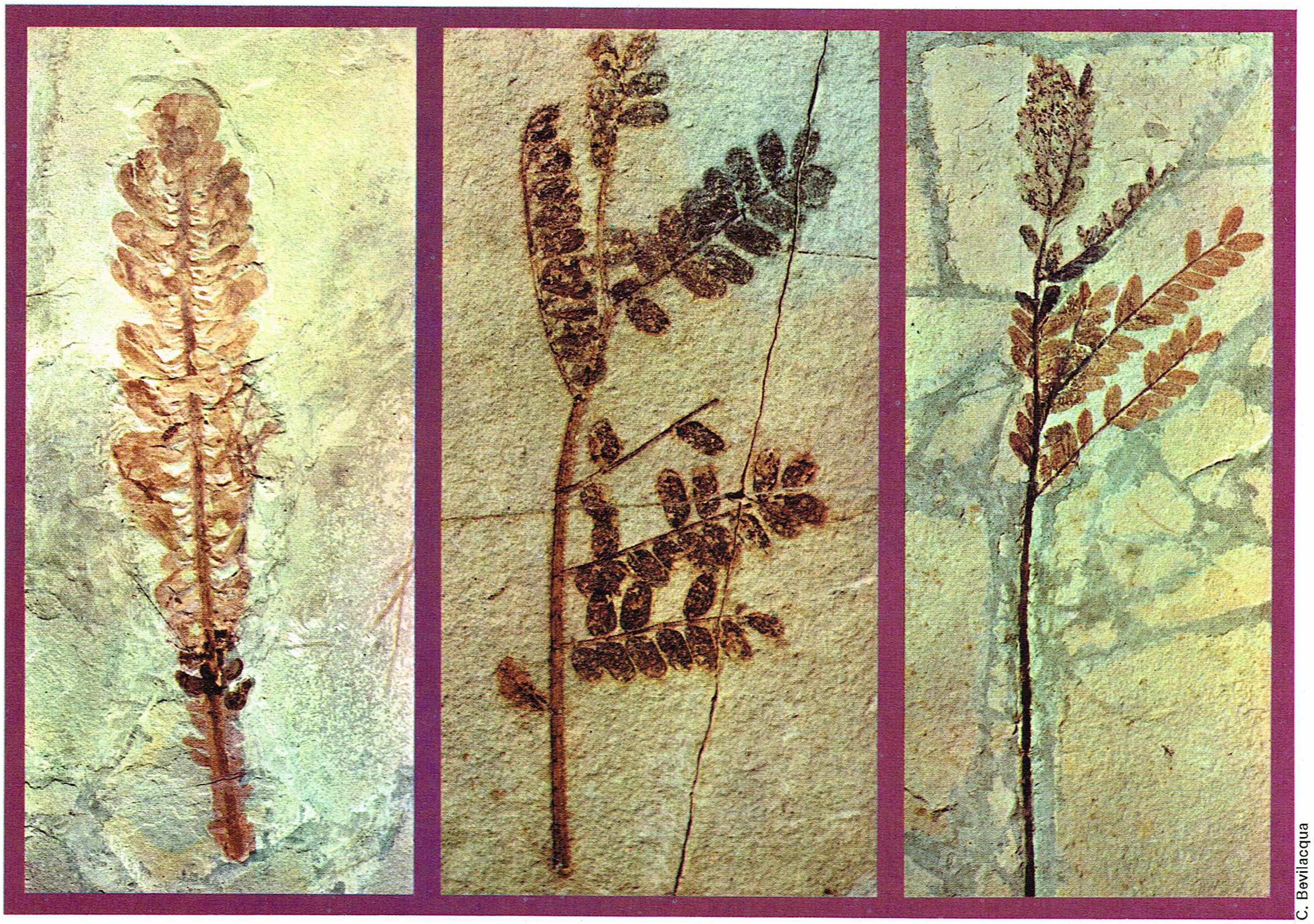
Si l'on observe la répartition des espèces arctico-alpines par exemple, on s'aperçoit qu'après une large extension en Europe, elles se sont réfugiées en altitude après la dernière glaciation quaternaire. Les aires ainsi formées sont disjointes. Le ginkgo est un autre exemple de régression : au Secondaire, il était répandu sur tout le globe ; actuellement, il est localisé à une aire endémique en Chine.

L'observation des localisations actuelles des végétaux est incomplète, et une étude des répartitions anciennes est nécessaire.

La flore à *Glossopteris*. On a trouvé en Afrique des dépôts houillers, d'âge permo-triasique, qui diffèrent beaucoup de ceux de l'hémisphère Nord de la même époque. Ces dépôts sont caractérisés par une Ptéridospermée arborescente à grande feuille, *Glossopteris*, plante typique du climat froid. On en trouve aussi dans la péninsule Indienne, en Australie et au Brésil : d'où l'idée de l'existence d'un territoire unique autour du pôle Sud, le Gondwana.

Les flores tertiaires. Au Tertiaire, les flores actuellement tropicales étaient étendues vers le nord. L'aire du palmier s'étendait, au Miocène, de 1 500 à 2 000 km au nord de l'aire actuelle ; on trouve des palmiers fossiles au Labrador et au sud de la Sibérie. Le climat a été la cause de la migration de l'aire tout entière. Le séquoia, après une large extension, est localisé à deux stations : en Californie et en Chine.

Les flores quaternaires. A l'échelle humaine, on note des variations de distribution (extinction et extension). Ainsi, l'extension de l'élodée est remarquable : depuis son arrivée sur le continent européen en 1850, cette plante a envahi toutes les eaux douces.



C. Bevilacqua

▲ ***L'étude des végétaux fossiles, ici quelques empreintes et restes fossiles de plantes supérieures, porte sur un genre, une espèce ou une famille qui occupe un espace réduit appelé* aire *(biogéographie).***

Apports de la biogéographie des végétaux

Les végétaux, surtout terrestres, sont très sensibles aux variations climatiques, sur lesquelles ils fournissent des renseignements précis.

L'étude des végétaux fossiles porte sur un genre, une espèce ou une famille occupant un espace réduit du globe ; on parle alors d'*aire* et non plus de province. Les aires aquatiques sont plus étendues que les terrestres. On distingue des aires *cosmopolites, disjointes,* et *endémiques.* Les limites de celles-ci peuvent être expliquées par l'existence de barrières géologiques, climatiques et géographiques (île). D'une façon plus dynamique, la distribution résulte de l'action du milieu et de l'adaptation des organismes.

On estime que la flore mondiale s'est uniformisée au Trias. En étudiant la répartition des êtres en fonction du temps, on note des changements qui deviennent des limites stratigraphiques. Enfin, la paléogéographie nous confronte à de nombreux problèmes : évolution, biologie, dérive des continents, expansion du globe et des fonds océaniques.

La dérive des continents

Selon l'hypothèse, les continents, peuplés de façon similaire dans les temps géologiques anciens, auraient dérivé progressivement à partir d'un ou deux blocs primitifs (la *Pangaea*, ou la *Laurasia*, et le *Gondwana*), ces ruptures ayant entraîné des isolations génétiques parmi le peuplement originel homogène. Citons le cas des Rongeurs de Madagascar et du Sud africain. L'apparition des grands félins, en Afrique seulement (ils sont inconnus à Madagascar), fournit une indication sur la date du début de la dérive.

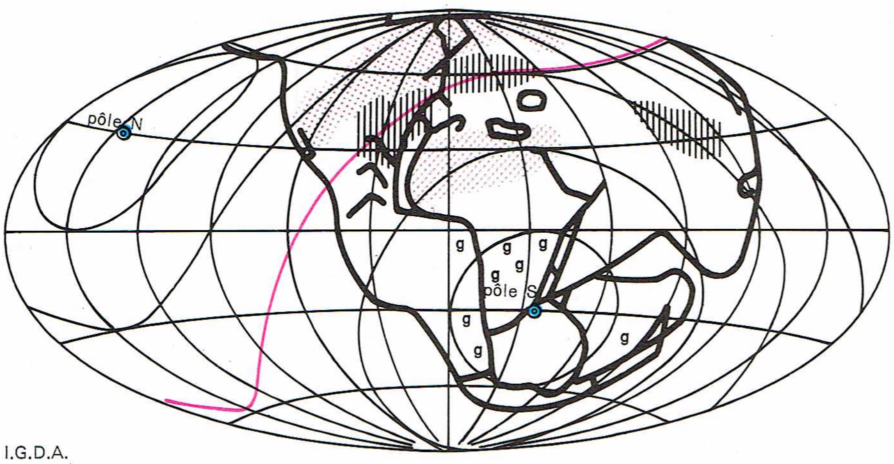
Cette théorie a été émise après la constatation des parentés entre les flores carbonifères d'Europe et d'Amérique (Snider, 1859), entre la flore gondwanienne à *Gangamopteris, Glossopteris* et *Noegerathiopis* en Inde, en Indochine, en Chine, en Sibérie, en Amérique du Sud et en Afrique du Sud, et entre l'existence des Reptiles Théromorphes et des Amphibiens d'eau douce des séries gondwaniennes de Russie du Nord et d'Europe (Wegener, 1910). Elle est étayée par d'autres similitudes, morphologiques, structurales et magnétiques. L'hypothèse des ponts continentaux ne suffit pas à expliquer toutes les observations. L'hypothèse de la dérive donne une explication des similitudes de faunes et de flores en des régions aujourd'hui très éloignées.

De nombreux groupes d'êtres vivants sont communs aux diverses parties continentales ayant formé le Gondwana. Même s'ils ne sont pas uniquement limités au sud, leur répartition indique une certaine continuité continentale.

Parmi les exemples de ces phénomènes, citons la flore à *Glossopteris,* l'*Araucaria,* le *Sequoiadendron* et les Reptiles.

La flore à Glossopteris

Dans les nouvelles théories, la Terre apparaît comme une planète où les continents sont en mouvement les uns par rapport aux autres, ce qui entraîne de nombreuses variations dans les connexions continentales et océaniques. L'existence du continent de Gondwana dans l'hémisphère austral peut être illustrée par les formations permo-carbonifères communes à l'Inde, à Madagascar, à l'Afrique du Sud, à l'Australie et à l'Amérique du Sud : ce sont des couches horizontales d'origine continentale, caractérisées par la présence, à la base, des formations glaciaires à *galets striés,* ou *tillites,* et par des couches de houille. La flore, caractéristique, est appelée *flore à* Glossopteris, du nom de l'une des espèces, inconnue dans l'hémisphère Nord. Le schéma général de la série est le suivant : à la base, le Carbonifère avec les niveaux de



I.G.D.A.



I.G.D.A.

▲ *En haut, représentation schématique de la Terre au Carbonifère, selon Köppen et Wegener (1924) : les continents n'ont pas encore subi la dérive ; les positions des pôles et de l'équateur sont indiquées ; les traits verticaux noirs indiquent la zone de distribution des gisements de charbons fossiles ; le pointillé beige indique les dépôts désertiques ; les lettres « g » les empreintes des glaces à la calotte.*

En bas, représentation simplifiée de la flore à Glossopteris *du continent du Gondwana, à la fin du Paléozoïque (seuls les végétaux les plus caractéristiques sont indiqués). B,* Buriadia ; *C,* Cordaites (Noeggerathiopsis) ; *G,* Glossopteris ; *Gd,* Gondwanidium ; *Gg,* Gangamopteris ; *P,* Phyllotheca ; *Pg,* Psygmophyllum ; *Ps,* Psaronius ; *Sg,* Sigillaria ; *Sz,* Schizoneura.

tillite et les *Glossopteris* et *Gangamopteris ;* au-dessus, le Permien avec les lentilles de houille et la flore à *Glossopteris ;* enfin, le Trias à *Thinfeldia*.

Il existe une identité entre ces dépôts houillers, typiques des tourbières tropicales, dont l'épaisseur est la conséquence de l'importance des pluies. Ces diverses formations de charbon et la flore à *Glossopteris* exigent un rapprochement des zones citées, qui sont actuellement éparpillées sur une étendue trop grande pour qu'aient pu y régner partout les conditions suivantes : au Carbonifère un grand développement de glaciers ; au Permien inférieur, après la fonte de ces derniers, le développement de la flore à *Glossopteris* dans un climat humide permettant sa croissance et la formation de houille ; enfin, au Permien supérieur, le remplacement de ces conditions par un climat désertique, qui expliquerait les sédiments détritiques rubéfiés et azoïques.

Une première hypothèse avait été émise, qui concevait un seul vaste continent, grâce à l'existence de masses continentales aujourd'hui disparues. Mais cela, ajouté à l'existence des dépôts permo-carbonifères, impliquerait l'existence, à la fin du Primaire, d'un immense *inlandsis*, c'est-à-dire d'une grande calotte glaciaire continentale. Or, une telle formation ne pourrait s'expliquer que lors d'un refroidissement général du globe, ce qui n'est pas envisageable.

Par contre, la théorie de la dérive, combinée avec le déplacement du pôle Sud, fournit une solution satisfaisante au problème : aucune disparition continentale n'est à expliquer, l'inlandsis a des proportions raisonnables, et des régions actuellement proches ont pu avoir des climats très différents dans le passé.

L'Araucaria

Au cours du temps, l'*Araucaria* s'est dispersé dans le monde. Au Trias, il s'étendait en Inde, en Virginie, en Asie centrale et en Europe occidentale. Au Crétacé inférieur, il a conquis l'Australie orientale et méridionale, persiste au Pakistan, en Argentine du Sud, en Europe occidentale et en Afrique du Sud. Au Crétacé supérieur, il atteint la Nouvelle-Zélande, l'Australie orientale, l'Europe centrale, orientale et méridionale, l'Amérique du Nord, centrale et du Sud-Est, tandis qu'au Tertiaire il persiste en Nouvelle-Zélande, en Australie orientale, en Tasmanie, dans les îles antarctiques et en Argentine du Sud. C'est donc à partir d'une souche commune, antérieure au Secondaire, localisée en Inde et en Insulinde, que cette espèce s'est dispersée sur des masses continentales proches, où elle a continué ensuite son évolution. Au Crétacé, elle disparaît de l'hémisphère Nord.

La répartition actuelle de l'*Araucaria* (Amérique du Sud, Australie, Nouvelle-Zélande et Indonésie) ne peut s'expliquer qu'à partir d'une aire de distribution continue, antérieure à la disjonction wégenérienne, lorsque les continents tels que l'Amérique et l'Australie étaient contigus.

Le Sequoiadendron

Le *Sequoiadendron* qui ne pousse de nos jours que dans les montagnes californiennes, a eu une répartition plus importante au Crétacé, où il s'étendait du Groenland, à l'est des États-Unis, puis jusqu'en Europe. Au Miocène, il atteignait l'ouest des États-Unis, où il se développe encore actuellement, et disparaissait à l'est. En Europe, il s'est éteint à l'Oligocène.

Les Reptiles

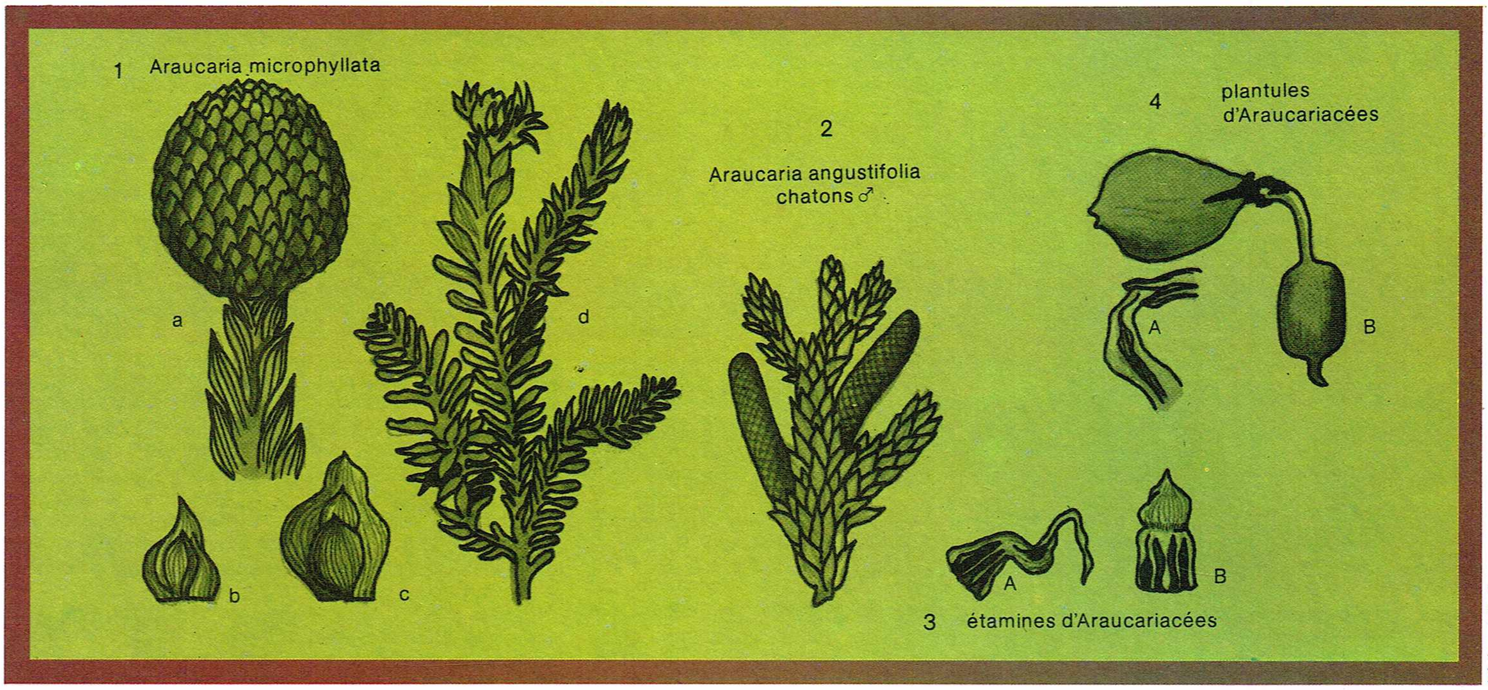
La répartition des Reptiles fossiles, abondants au Secondaire, est intéressante dans l'étude de la dérive des continents.

La faune des forêts carbonifères montre qu'il existait des liaisons continentales entre l'Europe et l'Amérique il y a 280 à 345 millions d'années. A côté des Amphibiens, qui représentaient l'embranchement dominant, les premiers Reptiles ont commencé à occuper les terrains fangeux. La ressemblance entre les Tétrapodes de l'Europe centrale et ceux de l'est des États-Unis avait suggéré des migrations à partir de l'Eurasie de l'Est par un pont trans-Béring et, ensuite, à travers l'Amérique du Nord vers les côtes orientales. Mais des migrations sur de telles distances auraient entraîné des différences plus grandes que celles qui apparaissent. On admet, aujourd'hui, que l'Atlantique n'existait pas à cette époque.

Au Permien (—280 à —225 millions d'années), les mêmes conditions persistent, mais les Reptiles augmentent en nombre par rapport aux Amphibiens, et en taille. Le genre *Edephosaurus*, présent dans les terrains permiens du Texas, de Virginie et d'Autun en France, montre la continuité continentale. Le genre *Mesosaurus* existe dans les couches de Dwyka d'Afrique du Sud et dans la formation d'Itarare du Brésil, ce qui constitue un critère pour montrer les jonctions terrestres existant au Carbonifère et au Permien entre l'Europe et l'Amérique, comme entre l'Afrique et la Russie et entre les continents de l'hémisphère Sud, en accord avec les évidences physiques d'un vaste continent au nord, la *Laurasia*, et d'un continent sud-hémisphérique, le *Gondwana*. Les fossiles présentent aussi des connexions entre ces deux continents, qui formaient une grande *Pangaea*.

Au début du Trias (vers —225 millions d'années), la répartition des Reptiles montre de grandes liaisons continentales entre les pays cités précédemment. C'est le cas des genres *Lystrosaurus* et *Cynognathus*. *Lystrosaurus* a vécu aussi en Inde, dans le Sinkiang, le centre-est de la Chine, l'Indochine, et l'Est antarctique, ce qui est un signe des liaisons entre l'Antarctique, l'Afrique, la Chine et l'Indochine. *Lystrosaurus* et *Cynognathus* existent aussi en Amérique du Sud et dans la zone supérieure de l'étage de Beaufort d'Afrique du Sud.

Vers la fin du Trias (—200 millions d'années), les répartitions des Thécodontes et des Dinosaures sont plus cosmopolites. Ces espèces marquent le début de la grande ère reptilienne. La zone à *Cynognathus* est de type gondwanien, avec une prédominance des Thérapsidés en Afrique et un nombre moindre en Amérique du Sud, en Chine et en Inde. La répartition cosmopolite est due à l'existence de corridors nord-sud et est-ouest, même au début de la fragmentation de la *Pangaea*.



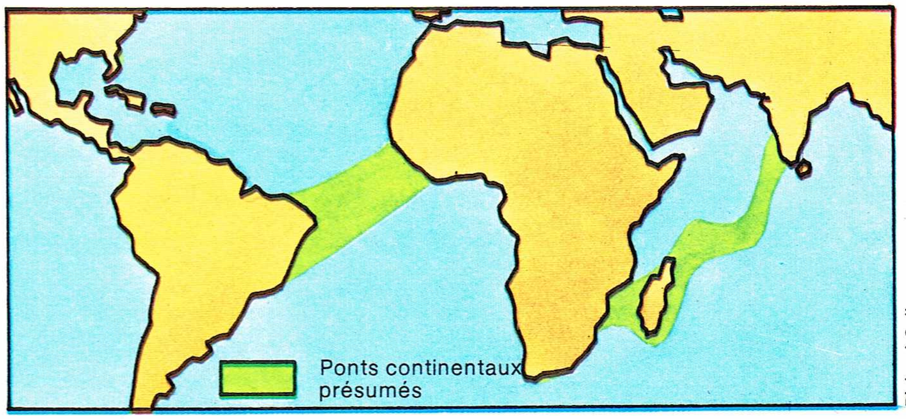
Richard Colin

Les Reptiles jurassiques sont des Dinosaures, des Crocodiliens, des Reptiles volants; on en a retrouvé des restes en Amérique du Nord, dans l'ouest de l'Europe, en Afrique (Tanzanie), ce qui permet de figurer des connexions entre l'Europe et l'Amérique, ainsi qu'entre l'Afrique et les continents du Nord; par contre, l'Amérique du Sud présente une lacune.

Au Crétacé, la répartition est analogue. L'Iguanodon se retrouve dans les terrains d'Angleterre, d'Europe, du Spitzberg et d'Australie; les Dinosaures colonisent l'Amérique du Sud, la Mongolie et l'Afrique du Sud, favorisés par le développement des Angiospermes. Les Dinosaures nord-américains et mongoliens ont de nombreuses similitudes. *Tyrannosaurus* a franchi la zone de Béring. Les deux Amériques n'étaient pas reliées, mais l'Amérique du Sud était liée au Gondwana. Au Crétacé, débutent des connexions modernes, pendant que persistent quelques anciennes routes de migrations.

Au Cénozoïque, la répartition des Reptiles, comme celle des Mammifères, s'appuie sur les relations continentales. Les Reptiles étaient plus répandus au Tertiaire qu'actuellement, car les climats mondiaux étaient plus généralisés. Les fossiles découverts indiquent des migrations entre l'Asie et l'Amérique du Nord. Il n'y a plus de liaisons entre les continents du Sud à partir du Crétacé.

Au Quaternaire, les mouvements amorcés se poursuivent. Les faunes et les flores évoluent isolément, sauf lorsque l'homme intervient.

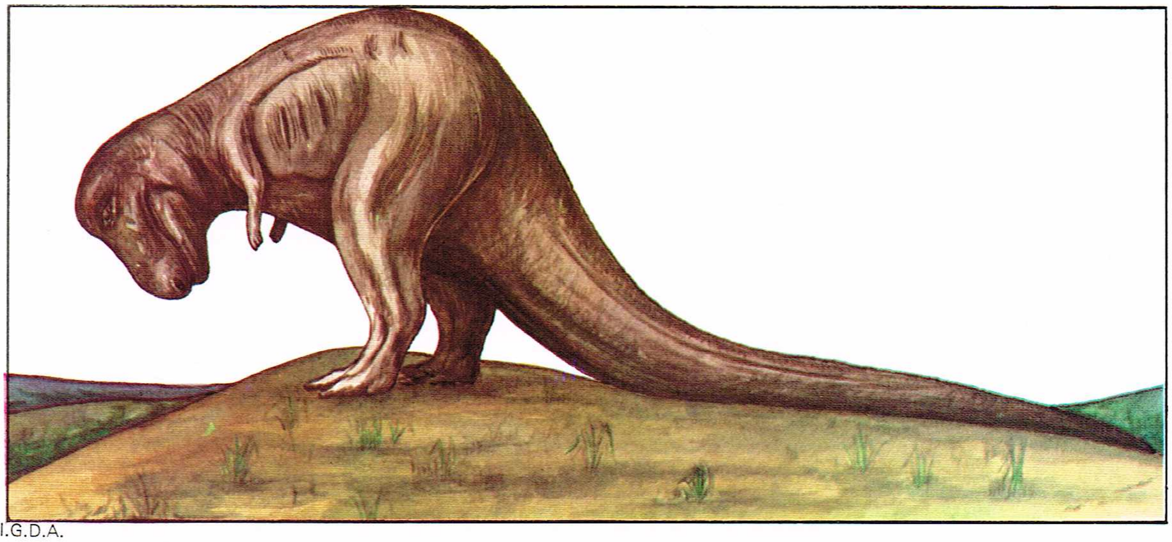


Richard Colin

Les ponts continentaux

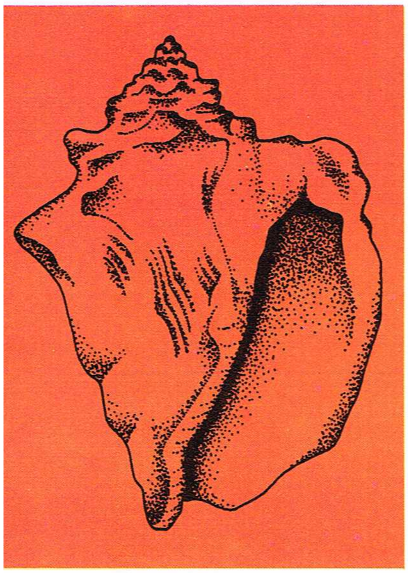
La théorie des ponts continentaux permet d'expliquer les analogies existant entre les faunes de deux continents distincts : ces ponts sont des liaisons terrestres intermittentes, alternant avec des périodes d'isolement total. Un bon exemple de pont fonctionnant actuellement est fourni par l'isthme d'Amérique centrale, que nous étudierons plus en détail.

▲ ***En haut, reconstitution des organes d'*****Araucaria** ***à partir de restes fossiles : 1,*** **Araucaria microphyllata saporta** ***(a, cône restauré; b, écaille strobilaire; c, la même, grossie; d, rameau feuillé avec restes d'un cône [Kimméridgien de Bellay, Ain; d'après Moret]); 2,*** **Araucaria angustifolia** ***(chatons mâles); 3, étamines d'Araucariacées (A,*** **Araucaria araucana*****; [face latérale]); B,*** **Araucaria rulei** ***(face inférieure); 4, plantules d'Araucariacées (A,*** **Araucaria araucana*****; B,*** **Araucaria bidwellii*****) [d'après Chadefaud et Emberger]. En bas, représentation cartographique des ponts continentaux supposés, d'après Ch. Schubert, 1932.***



I.G.D.A.

◄ ***Un exemple de tyrannosaure*** **(Tyrannosaurus rex).**



Richard Colin

▲ *La migration dans un sens unique qui se traduit par une séparation définitive du berceau a été étudiée notamment sur des Strombidés ou migrants « sénégalais ».*

Jusqu'au début du XXe siècle, à une époque où la physique du globe était encore mal connue, les biogéographes ont imaginé l'existence de multiples ponts pour expliquer la moindre ressemblance faunistique entre deux régions éloignées, séparées actuellement par de grands fonds océaniques. Ainsi, la *Lémurie,* du nom des Lémuriens, sorte de singes primitifs vivant en Inde et à Madagascar, était supposée avoir mis en communication ces deux territoires; de même le pont *Méso-Pacifique* aurait relié au Paléocène (début du Tertiaire) le sud de l'Asie à l'Amérique tropicale, en passant par la Polynésie. Si l'on admettait l'existence des divers ponts imaginés au cours des temps, la répartition des eaux océaniques poserait un problème, car l'ensemble de ces ponts couvrirait pratiquement le globe. Il est possible néanmoins que les chaînes d'îles existant aujourd'hui aient été plus étendues dans le passé.

Toutefois, les ponts ayant occupé l'emplacement de mers épicontinentales sont nombreux : ils ont fonctionné à chaque baisse importante du niveau de la mer, au cours de glaciations par exemple, ou à la suite d'un soulèvement tectonique. Leur action est multiple : ils permettent le passage des animaux dans les deux directions, favorisant l'extension de faunes équilibrées vers les aires inoccupées. Ils tendent ainsi à maintenir des faunes complètes sur les deux territoires qu'ils relient; mais leur action de filtrage est forte, et tous les animaux ne peuvent les emprunter.

Deux exemples permettent d'étudier leur rôle spécifique : la liaison Asie-Amérique du Nord et l'isthme de Panama, pont actuel jeté entre les deux Amériques.

La liaison Asie-Amérique du Nord

Tout au long du Tertiaire, il y eut des échanges intermittents au niveau du détroit de Béring entre les faunes du continent asiatique et les faunes d'Amérique du Nord. Ces échanges furent particulièrement intenses au début de l'Éocène, à la fin de l'Èocène, ainsi qu'au début de l'Oligocène, au Miocène supérieur, au Pliocène supérieur et au Pléistocène. Au contraire, à l'Éocène moyen, à l'Oligocène moyen et au Pliocène inférieur, le détroit de Béring formait, comme maintenant, une barrière marine infranchissable.

Au début du Tertiaire, les échanges concernaient des groupes majeurs; par la suite, ces échanges furent de plus en plus sélectifs, et n'intéressèrent que de petites fractions de faunes; ils semblent s'être produits surtout d'Eurasie vers l'Amérique du Nord. Certains groupes de Mammifères, tels les Primates supérieurs, les Viverridés, les Mégachiroptères, ne purent jamais franchir le pont, arrêtés probablement par une barrière climatique.

L'isthme de Panama

L'isthme de Panama fournit l'exemple d'un pont actuel, d'existence récente; son fonctionnement a été particulièrement bien étudié par G.G. Simpson (1965), qui explique les particularités du peuplement d'Amérique du Sud par des arrivées successives en trois étapes :

— les « immigrants primitifs » sont arrivés avant l'isolement (avant l'Éocène), comprenant, notamment, l'ordre des Édentés (tatous, paresseux), inconnu ailleurs;

— pendant le Tertiaire (environ 70 millions d'années), les deux Amériques étaient séparées; néanmoins, quelques formes (Rongeurs, singes) parvinrent à migrer du nord au sud en passant par étapes sur les îles;

— enfin, une grande variété d'animaux atteignirent l'Amérique du Sud à la fin du Tertiaire et au Quaternaire (d'autres, moins nombreux, firent le chemin inverse); ils entrèrent en compétition avec les formes indigènes, et les organismes les plus résistants l'emportèrent.

La faune originale de l'Amérique du Sud (comprenant, en particulier, des Insectivores, des Rongeurs et des Carnivores Marsupiaux) fut profondément modifiée par la fin de l'isolement du continent. Les faibles différences existant entre les faunes marines de part et d'autre de l'Amérique centrale indiquent aussi que l'isthme est d'existence récente.

Les migrations de faunes

Le terme *migration* évoque le problème fondamental des centres d'origine, ou *berceaux,* même si on l'applique à un seul taxon.

Il peut s'agir d'un déplacement saisonnier avec retour (cas des anguilles, des criquets-pèlerins, des Oiseaux migrateurs, etc.), encore que, pour un écologiste, la migration d'une faune dans sa quasi-totalité implique une *migration du milieu.* Notre étude va se concentrer essentiellement sur un cas particulier de migration : celle qui traduit un déplacement dans un sens unique, c'est-à-dire une séparation définitive du berceau. Des précisions paléontologiques quant aux migrations sans retour sont fournies, en principe, par des cartes de répartition du même taxon à différentes époques. On peut prendre quelques exemples parmi les migrants « sénégalais ».

Les migrants « sénégalais »

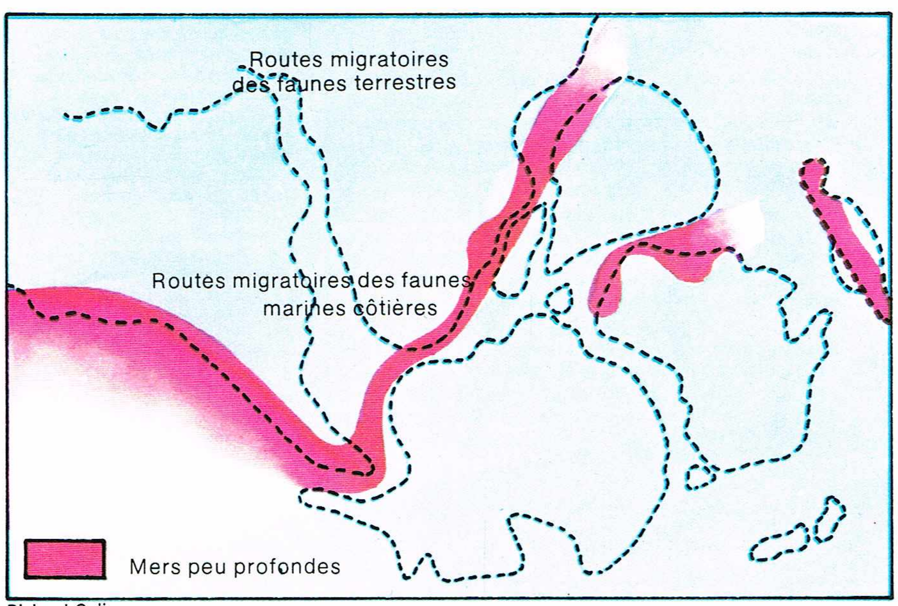
Actuellement, on observe au large des côtes sénégalaises des Mollusques que l'on trouve sous forme de fossiles dans les couches du Miocène (il y a 25 millions d'années) de l'Europe occidentale (dans les faluns de Touraine). Ainsi, dans le Miocène de la France, on trouve l'espèce *Strombus coronatus Def.;* dans le Quaternaire méditerranéen, *Strombus bubonius Lmk.* est voisin et peut être considéré comme son descendant; il est actuellement répandu sur la côte occidentale d'Afrique.

La voie suivie par ces *Strombus* aurait été la suivante. Au Miocène, les communications de la mer Méditerranée avec l'Atlantique devaient être larges; au Pliocène, les communications ne se faisaient plus que par un détroit, celui de Gibraltar. C'est à ce moment que se produisait la différenciation d'une province atlantique et d'une province méditerranéenne. La migration aurait pu se produire vers le sud en suivant les côtes du Maroc puis de la Mauritanie; l'absence de ces espèces dans les sédiments le long de ces côtes pourrait s'expliquer par le manque de calcaires organogènes, biotopes propres à *Strombus bubonius.* De plus, la traversée du golfe de Mauritanie, dessalé régulièrement par le fleuve Sénégal, n'aurait pas pu être favorable à l'installation de cet animal. Cette migration s'est certainement effectuée par les îles atlantiques de Lanzarote, de Fuertaventure, de Gran-Canaria, etc., où l'on trouve des restes à différents niveaux. On a pensé que ces différents niveaux résultaient des mouvements eustatiques (théorie des « eustatistes », basée sur le balancement des mers).

On a cherché également à savoir pourquoi ces strombes ont abandonné le bassin de la Loire. Depuis longtemps, des chercheurs (Dollfus, Dautzenberg en 1866, Lecointre en 1908, Gignoux en 1913, etc.) se sont aperçus que le refroidissement des mers néogènes a amené certaines espèces à émigrer vers la zone tropicale; certaines d'entre elles ont suivi les côtes occidentales de l'Afrique, éventuellement jusqu'au Sénégal (d'où le nom des migrants « sénégalais »), sans évolution notable, ce qui a donné naissance à la notion d'espèces « vicariantes ».

On peut encore citer, parmi les Gastéropodes : *Melongena melongena L.* (actuel) des Antilles et *Melongena coronatus Ag.* du Miocène d'Europe, *Siliquaria anguina Duj. (= Tenagodus senegalensis Recluz.), Murex bour-*

▼ *Représentation cartographique du Gondwana au Mésozoïque d'après A. Hallam, 1967.*



Richard Colin

geoisi Tourn. (= Quadrifrons Lmk.) et *Nucella angulata Duj.* Parmi les Lamellibranches, on cite : *Crassostrea gryphoides Schotheim., Tellina strigosa Gmelin., Capsa lacunosa Chmtz.* Parmi les Bryozoaires, on cite : *Diaporoecia major Jnst., Lichenopora mediterranea De-Blv., Biflustra savartii Svgn-Adn., Cupuladria canariensis Busk.* et *Copidozoum teninrostre Hinks.*

Autres migrants

On a pu reconstituer, d'autre part, les migrations des mastodontes qui ont pu suivre des itinéraires beaucoup plus complexes que celui évoqué ci-dessus : à l'Oligocène (—37 millions d'années), on trouve les ancêtres en Égypte ; au Miocène (—25 millions d'années), ils se répandent vers le nord en Europe, puis parviennent en Amérique du Nord. Enfin, ils disparaissent en Europe et persistent en Amérique centrale, où ils ont vécu au moins jusqu'au Pléistocène.

Les migrations qui ont pu se produire vers l'est ou le Pacifique auraient été facilitées par des ponts continentaux, tel le détroit de Béring, qui, à certaines époques géologiques, était fermé, ou au contraire gênées par des « barrières » ; ainsi, les taxons subissaient une perte en passant d'un continent à un autre, d'où la notion des *filtres*.



Bruce Coleman - J.-R. Brownlie

▲ *Les émeus* **(Dromiceius novaehollandiae)** *appartiennent à la faune endémique de l'Australie (île-continent).*

Transgression et régression

Les termes de *transgression* et de *régression* traduisent des mouvements de la mer ayant pour conséquence des changements des positions des rivages. Lorsque le domaine marin gagne sur une région précédemment émergée, on dit qu'il y a une transgression, et les dépôts amenés par cette mer nouvelle sont dits *transgressifs*. Dans le cas inverse, lorsqu'il se produit un retrait de la mer par rapport à l'ancienne position du rivage, il y a une régression.

En général, en raison de l'érosion, on connaît mal le rivage de la série stratigraphique qui doit se traduire par des faciès littoraux ; par contre, on peut bien connaître la limite d'affleurement des couches sans pouvoir délimiter la surface d'extension de la mer pour un étage donné. C'est là un des problèmes essentiels de la paléogéographie.

Dans le cadre de la paléontologie, une régression se traduit par la disparition de la majeure partie de la faune marine qui a pris son plein essor au cours de la période géologique qui la caractérise. Par exemple, le sommet du Crétacé est dit régressif dans le domaine mésogéen. Il est caractérisé par la disparition des Globotruncanidés (pour la microfaune) et des Ammonites (pour la macrofaune).

La transgression, au contraire, annonce une nouvelle faune marine. Ainsi, l'Aquitanien marque, dans le domaine mésogéen, la base de la transgression miocène et contient des Lépidocyclinés et des Miogypsinoïdes, annonciatrices des miogypsines du Miocène.

Il reste à signaler une dernière notion : celle de l'*émersion*. L'émersion est la période qui suit une régression et précède une transgression : il ne s'est formé que peu ou pas de dépôts marins, ce qui traduit une lacune de sédimentation ; le contraire n'est pas toujours vrai ; car on peut avoir une lacune due à une simple absence de sédimentation par le jeu de courants marins sans qu'il y ait émersion ; il se forme alors une surface durcie (ou *hardground*) où on peut trouver une faune marine, au-dessus de laquelle les nouveaux dépôts témoignent d'une reprise de la sédimentation sans qu'il y ait transgression.

Toute série de formations marines qui, dans une région déterminée, est encadrée entre deux régressions, constitue un *cycle sédimentaire*. Ainsi, cette définition répond à la définition générale : dans un cycle, le phénomène évolue en faisant retour à l'état initial (supposé être dans notre cas la régression). En ce qui concerne le faciès, cette série doit commencer par des dépôts littoraux correspondant à l'arrivée de la mer ; elle se continue par des formations plus profondes indiquant le maximum d'extension marine, et se termine enfin par des dépôts littoraux inaugurant une nouvelle régression.

Paléontologiquement, chaque régression, ou lacune dans le cas extrême, correspond non seulement à un intervalle de temps souvent long, mais encore à d'importants changements dans la configuration des terres et des mers ; lorsque, par la suite, une nouvelle mer revient, inaugurant un nouveau cycle sédimentaire, elle ramène avec elle une faune nouvelle. Il faut donc signaler qu'au début de chaque cycle, se produit en général un renouvellement de la faune (et, éventuellement, de la flore) : les étages paléogéographiques doivent donc coïncider avec les étages paléontologiques.

L'insularité

Le peuplement des îles a attiré depuis longtemps l'attention des biologistes et des paléontologues. Classiquement, on distingue : d'une part, les *îles continentales*, fragments détachés des continents, peuplées au départ par une faune équilibrée, qui aurait évolué en conservant quelques formes archaïques, disparues dans les régions d'origine ; d'autre part, les *îles océaniques*, volcaniques ou coralliennes, isolées dès leur apparition et dont les occupants arrivèrent à la suite d'une dispersion à longue distance, donnant une faune pauvre et déséquilibrée.

D'après R. Paulian (1972), l'évolution du peuplement de ces deux types d'îles est très différente. Dans les îles continentales, la faune est au départ variée, mais la pression de sélection naturelle est forte, ce qui provoque peu à peu un appauvrissement ; seules subsistent les formes les mieux adaptées. Au contraire, dans le cas des îles océaniques, la pression de sélection naturelle, faible au départ, favorise l'apparition, par mutation, de formes nouvelles, adaptées à des milieux particuliers ; par la suite, la sélection naturelle se renforce. Nous allons étudier successivement le processus de la colonisation des îles, et les conséquences de l'isolement sur les organismes. Puis, nous considérerons deux exemples : le peuplement de Madagascar et celui de l'Australie.

Processus de colonisation

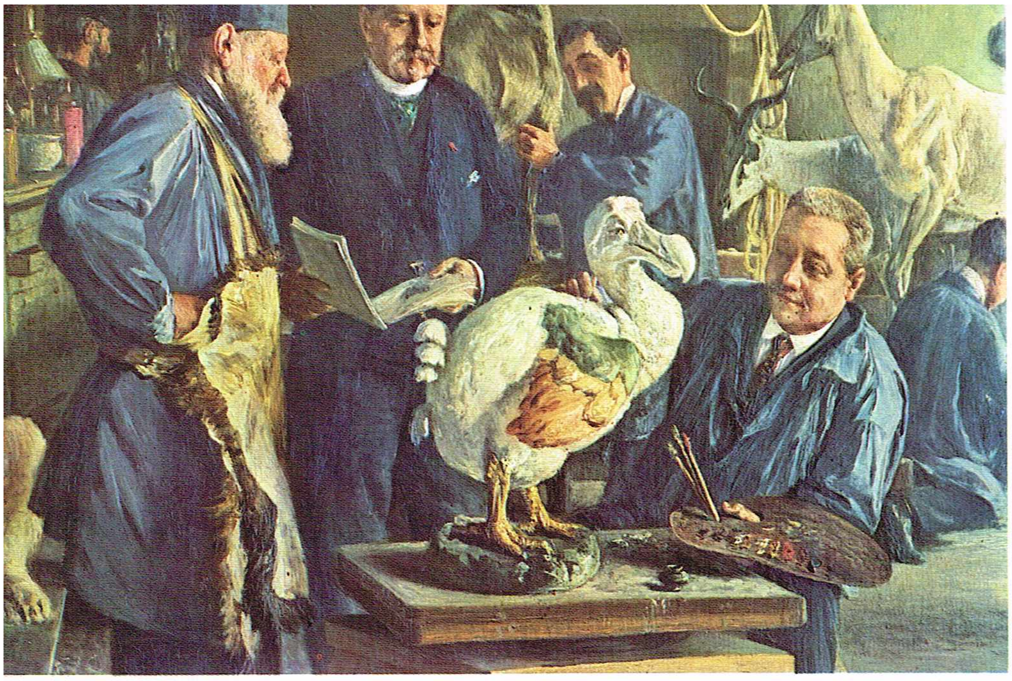
Les organismes terrestres ont pu parvenir dans les îles par divers moyens :

— certains individus ont profité de ponts continentaux ;

— les autres ont dû traverser l'étendue marine. Certains ont pu le faire par leurs propres moyens, en volant, tels les Insectes, les Oiseaux, les chauves-souris, ou encore à la nage. D'autres se sont laissés transporter, soit par le vent, telles les graines, soit par des radeaux naturels (icebergs, radeaux de branchages arrachés par les fleuves en crue). Le taux de mortalité, certainement élevé, dépend beaucoup de la distance entre l'île et le continent. Il faut rappeler, d'autre part, que le processus de colonisation est un phénomène dynamique, et non un événement isolé dans le temps.

Conséquences de l'isolement

Dans les îles, protégées des prédateurs terrestres, les espèces vont évoluer et donner des formes très particulières. Le meilleur exemple en est donné par les îles



Bibliothèque du Muséum, Paris

▲ *Le dodo de l'île Maurice a été exterminé par l'homme.*

▼ *A gauche, parmi les formes à caractère essentiellement malgache, citons le* Lemur catta *qui habite la partie sud de Madagascar. A droite, les Marsupiaux, tel ce kangourou, auraient atteint l'Australie à la fin du Crétacé ou au début du Tertiaire. Aujourd'hui, ils occupent la plupart des niches écologiques et ont produit une faune équilibrée.*



T. Okapia.

Galapagos, « paradis du naturaliste », peuplées d'iguanes et de tortues géantes. L'évolution en vase clos favorise des adaptations diverses (citons le dodo de l'île Maurice et le dronte des îles Mascareignes, gros Oiseaux incapables de voler qui ont été exterminés par l'homme) tout en provoquant des dysharmonies dans le peuplement.

La taille réduite des îles est à l'origine d'une autre évolution ; c'est ainsi que l'on a trouvé dans différentes îles méditerranéennes de nombreux restes de formes géantes et naines de Mammifères, datant du début du Quaternaire. Seuls les Rongeurs (famille des Gliridés) présentent des formes géantes. Les formes naines comprennent des éléphants, des hippopotames, des cerfs. Tous ces individus sont bien proportionnés et physiologiquement bien portants. On peut donc admettre que ce sont les conditions écologiques, l'absence de prédateurs (dans le cas du gigantisme) et le manque de ressources (dans le cas du nanisme) qui ont conduit à ces formes.

Peuplement de Madagascar

Le canal du Mozambique, séparant Madagascar de l'Afrique, commença à s'ouvrir au cours du Permien, mais des liens ont subsisté encore entre les deux terres jusqu'au Tertiaire. A partir du Pliocène, commence pour Madagascar une longue période d'isolement.

Le peuplement de l'île se caractérise par son ancienneté (nombreuses formes archaïques), par une grande originalité (formes endémiques ; ainsi, les 2/3 des genres de Reptiles sont endémiques), et par une abondance de particularités masquant une grande pauvreté. Parmi les formes de caractère essentiellement malgache, on peut signaler les Tenrécidés (Insectivores) et les lémurs (sorte de singes primitifs). Il paraît peu douteux que ces formes sont venues par arrivées successives à partir du continent noir, et ont évolué indépendamment.

Peuplement de l'Australie

Du fait de la taille de cette île-continent, les phénomènes insulaires sont plus complexes et plus difficiles à interpréter. Deux des traits caractéristiques des faunes insulaires, l'appauvrissement et l'endémisme, frappent immédiatement ; la plupart des niches écologiques sont occupées par des Marsupiaux, qui ont produit ici une faune équilibrée.

La faune de Mammifères peut se différencier en quatre vagues d'arrivées successives (G.G. Simpson, 1965) :

— à la fin du Trias ou au Jurassique, les Reptiles mammaliens, qui ont évolué en donnant les Monotrèmes (l'ornithorynque et l'échidné) ;

— à la fin du Crétacé ou au début du Tertiaire, les Marsupiaux, qui ont connu une grande diversification et une grande différenciation ;

— au Miocène, les rats de l'Ancien Monde ;

— enfin, à la fin du Pléistocène et à l'époque actuelle, les lapins et de nombreuses espèces introduites par l'homme, qui sont entrées en concurrence avec la faune plus ancienne, provoquant sa raréfaction et parfois sa disparition.

BIBLIOGRAPHIE

AUBOIN J. et al., *Précis de géologie,* Doin éd., 1967. - BATTISTINI R. et RICHARD-VINGARD G., *Biogeography and Ecology in Madagascar,* 1972. - DARLINGTON P.J., *Zoogeography*, J. Wiley, 1966. - ELHAI H., *Biogéographie,* Armand Colin, 1968. - EKMAN S., *Zoogeography of the Sea*, Sidgwick et Jackson, Londres, 1953. - GOOD R., *The Geography of the Flowering Plants,* Longmans éd., 1969. - HALLAM A., *Atlas of Palaeobiogeography,* Elsevier, 1973. - HUGHES N.F., *Organisms and Continents through Time, in Palaeontol. Assoc. G. B. Spec. Paper,* n° 12, 1973. - JEANNEL R., *la Genèse des faunes terrestres,* P.U.F., 1942. - LECOINTRE C., *les Faluns de Touraine,* 1908. - LEMÉE G., *Précis de biogéographie,* Masson éd. - MIDDLEMISS F. et al., *Faunal Provinces in Space and Time,* Seel House Press, Liverpool, 1971. - MOORE R.C., *Introduction to Historical Geology,* McGraw-Hill, 1949. - MORET L., *Précis de géologie,* Masson éd., 1967. - NICOLINI P., *Gîtologie des concentrations minérales stratiformes,* Gauthier-Villars éd., 1970. - OZENDA P., *Biogéographie végétale,* Doin éd., 1964. - RICARD M., *les Migrations animales,* Coll. Jeune Science, Laffont éd., 1968. - ROGER J., *Paléontologie générale,* Masson éd., 1974. - SIMPSON G.G., *The Geography of Evolution,* Chilton Books Publ., 1965. - TARLING D.H. et RUNCORN S.K., *Implications of Continental Drift to the Earth Sciences,* 2 vol., Academic Press, 1972. - TERMIER H. et G., *Atlas de paléogéographie,* Masson éd., 1960. - ID., *les Temps fossilifères, I, Paléozoïque inférieur,* Masson éd., 1964. - ID., *Biologie et écologie des premiers fossiles,* Masson éd., 1968. - THALER L., *Nanisme et Gigantisme insulaires, La Recherche,* n° 37, p. 741, 1973. - UDVARDY M.D., *Dynamic Zoogeography,* Van Nostrand Reinhold Comp., 1969. - ZIEGLER B., *Biogeographie der Tethys, in Jh. Ges. Naturkde Württemberg,* 126, p. 229-243, 1971. - ID., *Einführung in die Paläobiologie. Teil I. Allgemeine Paläontologie, E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung,* Stuttgart, 1972. - Extraits du XVII[e] Congrès zoologique de Monte-Carlo, 25-30 septembre 1972. - Mém. B. R. G. M. n° 34 (1965) : *Colloque sur le Crétacé inférieur. - Encyclopédie Collier. - Encyclopaedia Britannica. - Encyclopédie Universalis. - Encyclopédie géographique Bordas.*



Bruce Coleman - J. Carnemolla

L'ÉVOLUTION

Une des préoccupations permanentes de l'homme a été de chercher à découvrir son origine et celle de tous les êtres vivants. Depuis la plus haute antiquité, deux théories, le créationnisme ou fixisme et l'évolutionnisme, ont tenté d'expliquer la genèse des espèces animales et végétales.

Le créationnisme, ou fixisme

Aristote et les philosophes anciens reconnaissaient dans le monde vivant les espèces, entités discontinues, éternelles et immuables. Mais les docteurs scolastiques christianisèrent la pensée d'Aristote et imaginèrent le créationnisme. D'après la tradition biblique, les êtres vivants ont été créés séparément « chacun selon son espèce »; l'origine de chaque espèce requiert une intervention spéciale du Créateur; les espèces successivement créées se succèdent progressivement, l'homme apparaissant le dernier. Chaque espèce possède l'organisation compatible avec son mode de vie : le problème de l'adaptation est ainsi résolu *a priori*. C'est un jésuite espagnol, le père Suarez (fin du XVIe siècle), qui a défendu cette hypothèse conforme au récit de la Genèse relatant la création en six jours. Elle fut généralement admise jusqu'au XVIIIe siècle. Elle était simple, et l'on pouvait croire à la création d'un couple de chaque espèce vivante; ainsi, un couple de souris aurait été à l'origine de toutes les souris et le même phénomène se serait répété pour les diverses espèces animales et végétales. Linné, le fondateur de la systématique, écrivait en 1736 : « Il y a aujourd'hui autant d'espèces que l'Être infini en a créé au début. » Vingt ans plus tard, il constatera la naissance de nouvelles espèces à la suite de croisements; cette observation renouvelée laissait entrevoir un autre mode de naissance des espèces.

Cependant, la découverte des fossiles et leur interprétation dès la fin du XVIIIe siècle obscurcissaient la question; Cuvier, le fondateur de la paléontologie admet que des événements géologiques, des catastrophes (le déluge) avaient détruit les flores et les faunes, et que le repeuplement s'était effectué soit par des espèces réfugiées dans des régions épargnées par les catastrophes, soit par de nouvelles créations. Un des élèves de Cuvier, A. d'Orbigny, interpréta avec exagération les idées de son maître et n'hésita pas à reconnaître vingt-sept créations successives afin de repeupler la Terre après chaque cataclysme. Ce fixisme intégral perdit peu à peu ses partisans et, actuellement, cette hypothèse ne présente plus qu'un intérêt historique.

L'évolutionnisme

L'idée de la transformation des êtres vivants, de leur divergence à partir d'une souche commune, a donné naissance à la théorie du *transformisme*.

Le déroulement spatial et temporel des transformations des organismes simples jusqu'aux organismes les plus compliquées constitue l'évolution. Le terme transformisme est de moins en moins utilisé et cède la place à celui d'*évolution*.

L'idée d'évolution, fort ancienne, remonte à l'Antiquité grecque, mais elle est alors essentiellement spéculative par suite du faible nombre de documents. Des interprétations évolutionnistes sont écrites par Anaximandre de Milet (610-547), Empédocle d'Agrigente (495-435); Théophraste d'Erésos (370-285) note la présence d'organes inutiles (mamelles des mâles) ou dangereux (ramures hypertéliques des grands cerfs); enfin Lucrèce (96-53) décrit la lutte pour la vie.

Jusqu'au VIIIe siècle, des Pères de l'Église (saint Grégoire de Nysse et saint Augustin) admettent que le monde évolue en fonction des puissances que Dieu lui a attribuées en le créant. Des interventions spéciales sont superflues pour expliquer aussi bien la naissance de la vie qui provient de la matière organique que la naissance des espèces successives qui ont été créées en puissance.

Pendant la Renaissance, les idées évolutionnistes des Grecs sont reprises par J.-C. Vanini (1586-1619). Celui-ci constate les changements provoqués par la culture des plantes, qui lui révèlent le passage d'une espèce à l'autre. D'autre part, les ressemblances entre l'homme et le singe lui suggèrent l'idée d'une dérivation directe. Il estime alors, comme Démocrite et Empédocle, que l'univers est une combinaison fortuite d'atomes. Accusé d'athéisme par l'Inquisition, il sera brûlé vif à Toulouse.

Au XVIIe siècle, Swammerdam (1672) note les ressemblances entre les animaux et se demande si on ne pourrait pas « dans une certaine mesure affirmer que Dieu n'a créé qu'un seul animal diversifié en un nombre infini de sortes ou d'espèces ».

Au XVIIIe siècle, les idées changent sous l'influence de Buffon, des encyclopédistes et notamment de Diderot. Les esprits se libèrent des fables et des superstitions pseudo-scientifiques. Les inventaires floristiques et faunistiques sont commencés; les travaux sur l'espèce de J. Ray en Angleterre et de Theodor Klein en Allemagne fournissent des conceptions nouvelles. Linné, bien que fixiste, apporte des arguments favorables à l'évolution.

Buffon est véritablement le premier évolutionniste. D'abord fixiste, il modifie rapidement ses idées à la suite de ses études sur les fossiles. Il interprète correctement des restes de mammouths et de rhinocéros; il reconnaît une succession de flores et de faunes différentes des flores et faunes actuelles : ses idées révolutionnaires lui valent, en 1751, une condamnation par la Sorbonne; il se rétracte. Mais en 1778, Buffon reprend ses conceptions évolutionnistes. Il place l'homme parmi les animaux, auxquels, déclare-t-il, « il ressemble par tout ce qu'il a de matériel », ajoutant que « même leur instinct lui paraîtra peut-être plus sûr que sa raison et leur industrie plus admirable que ses arts ». Il décèle l'unité de plan de l'homme et des Vertébrés. Il attribue les variations des animaux et des plantes à des causes multiples : nourriture, climat, domestication, changement de comportement. Il reconnaît aux faunes américaine et euro-asiatique une origine commune : « Ayant été séparées dans la suite par des mers immenses ou par des terres impraticables, elles auront avec le temps reçu toutes les impressions, subi tous les effets d'un climat devenu nouveau lui-même et qui aurait aussi changé de qualité par les causes mêmes qui ont produit la séparation... Mais



C. Bevilacqua

▲ ***La connaissance des fossiles est fort ancienne. Ils ont très tôt suscité la curiosité, mais leur interprétation exacte rencontra des difficultés. Ici, des fossiles d'Arnocieras sp., ammonites datant du Jurassique inférieur (Musée National d'Histoire Naturelle, Milan).***

▼ **Georges Cuvier** ***(1769-1832), le fondateur de la paléontologie. Partisan du fixisme, il fut l'un des plus âpres critiques du lamarckisme.***



F. Arborio Mella

cela ne doit pas nous empêcher de les regarder aujourd'hui comme des animaux d'espèces différentes... La Nature, je l'avoue, est dans un mouvement de flux continuel. » Cependant, Buffon a, peut-être par prudence, renoncé à donner une théorie de l'évolution.

Parmi les précurseurs du « Siècle des lumières » il convient de citer Maupertuis (1698-1759), qui souligna l'importance des variations héréditaires et de la sélection : « Le fond de ces variétés se trouve dans les liqueurs séminales mêmes. » Apparues par hasard, elles subissent ensuite l'action de la sélection : « Les seuls individus qui soient restés sont ceux où se trouvaient l'ordre et la convenance; et les espèces que nous voyons aujourd'hui ne sont que la plus petite partie de ce qu'un destin aveugle avait produit. » Maupertuis imagine une genèse des espèces : « Ne pourrait-on pas expliquer par là comment de deux seuls individus, la multiplication des espèces les plus dissemblables aurait pu s'ensuivre? Elles n'auraient dû leur première origine qu'à quelques productions fortuites dans lesquelles les parties élémentaires n'auraient pas retenu l'ordre qu'elles tenaient dans les animaux père et mère; chaque degré d'erreur aurait fait une nouvelle espèce; et à force d'écarts répétés serait venue la diversité infinie des animaux que nous voyons aujourd'hui, qui s'accroîtra peut-être encore avec le temps, mais à laquelle la suite des siècles n'apportera que des accroissements imperceptibles. » Pour Érasme Darwin (1731-1803), le grand-père de Charles Darwin, les êtres tirent leur origine d'un filament organique sécrété par le sang paternel. Lamarck, disciple de Buffon, formulera la première théorie de l'évolution; son œuvre provoque un grand intérêt mais peut-être moins intense qu'elle ne le méritait.

Enfin, Darwin (1809-1862) vint. Il exerca une influence décisive sur les idées, et sa théorie connut un grand retentissement. Le lamarckisme, le darwinisme, le néolamarckisme, le néodarwinisme, le mutationnisme, la théorie synthétique : telles sont les théories de l'évolution jusqu'au XXe siècle.

Après ce rapide historique et avant l'étude proprement dite de l'évolution, il est nécessaire de faire une remarque importante. Il est indispensable de bien séparer le « fait de l'évolution » de ses théories explicatives. L'évolutionnisme admet la continuité du monde vivant et la dérivation des animaux et des végétaux les uns des autres par filiation. Tous les biologistes sont d'accord là-dessus et « l'insidieuse morsure du doute » quant au fait de l'évolution n'atteint personne. Les êtres vivants sont ce qu'ils sont parce qu'ils le sont devenus; le changement est la règle. Tout évolue d'ailleurs dans l'univers, et le vivant n'échappe pas à la règle. Mais cet accord unanime n'existe plus lorsqu'il s'agit d'expliquer le fait de l'évolution, c'est-à-dire d'en analyser les causes et d'en trouver les déterminismes. Plusieurs théories sont proposées et font l'objet de critiques fort sévères. C'est pourquoi, périodiquement, l'on parle d'une « crise du transformisme »; il s'agit d'une crise concernant les théories explicatives.

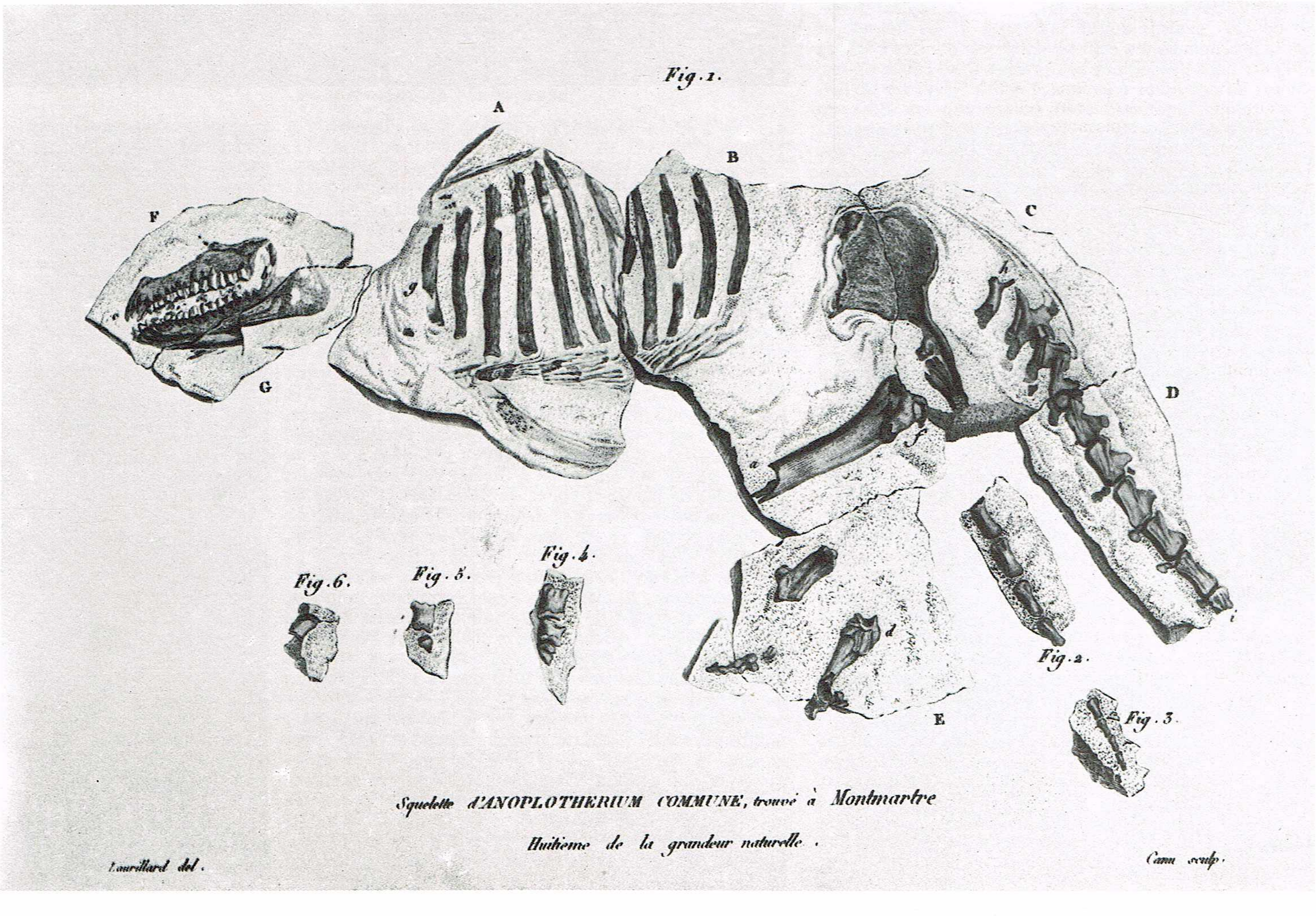
Les preuves de l'évolution

Depuis son apparition sur la Terre, il y a peut-être deux ou trois milliards d'années, la matière vivante a subi des changements. L'histoire de ces changements illustre l'évolution, qui, à côté des transformations, implique aussi la continuité et la filiation. Diverses disciplines apportent des preuves à l'évolution, notamment la paléontologie, l'embryologie, l'anatomie comparée, la biochimie et l'immunologie.

Preuves paléontologiques

Le paléontologiste, qui étudie les fossiles, observe le film de l'évolution réelle du vivant dans le temps. Selon Osborn, il voit « le mouvement des caractères » dans les séries d'organismes alliés. Dans certains cas, il est possible de suivre l'évolution historique et la filia-

▼ *Dans* **Recherches sur les ossements fossiles,** *Cuvier explique ses reconstitutions d'Ongulés Périssodactyle et Artiodactyle (ce dernier sur notre illustration) du gypse de Montmartre, et montrera que l'étude des fossiles repose sur l'anatomie comparée.*



Bibliothèque du Muséum, Paris.

tion pendant une durée se chiffrant en centaines de millions d'années. Quel est l'âge des premiers éléments de l'écorce terrestre? A quelle époque s'est manifestée la vie? Des estimations sont possibles grâce à la radioactivité des minerais d'uranium. L'horloge du temps repose en effet sur la désintégration précise et invariable de l'uranium, fort abondant dans la croûte terrestre : d'un gramme d'uranium présent à une date donnée, il ne restera qu'un demi-gramme au bout de 4,5 milliards d'années. On retrouve dans la roche, avec le demi-gramme d'uranium, les produits de la désintégration; hélium et plomb^{206} (un isotope du plomb). Depuis le moment où le gramme d'uranium était dans la roche, la proportion de plomb^{206} par rapport à l'uranium s'est accrue constamment. Pour connaître l'âge d'une roche ou le temps qui s'est écoulé depuis sa formation, il suffit de mesurer le rapport du plomb^{206} et de l'uranium contenus dans la roche. D'après les calculs, les roches antécambriennes les plus anciennes ont plus de 3 milliards d'années; le Primaire date de 600 millions d'années environ, le Secondaire de 230 millions d'années, le Tertiaire de 70 millions d'années et le Quaternaire d'un million d'années.

Les fossiles

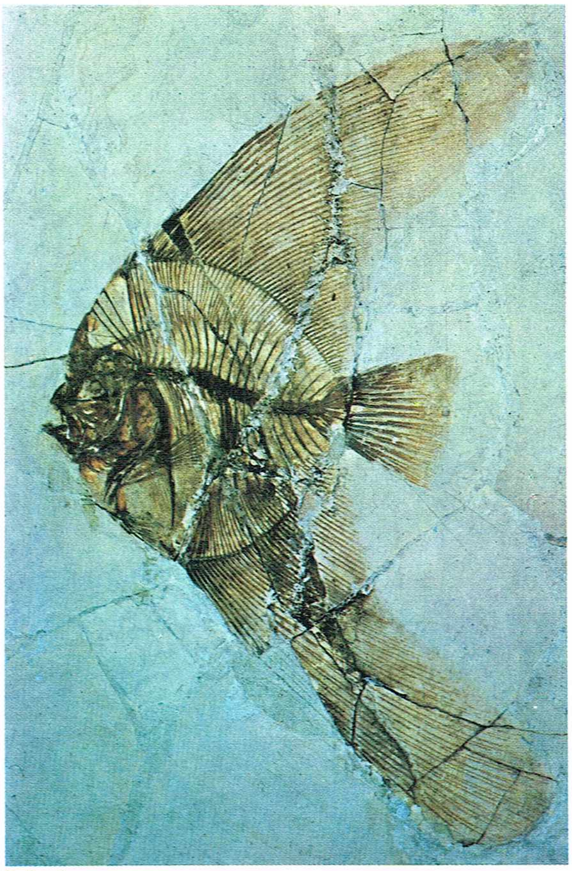
La connaissance des fossiles est fort ancienne. Ils ont très tôt suscité la curiosité, mais leur interprétation exacte rencontra des difficultés. Ils furent considérés comme des jeux de la nature, des os de géants; ainsi, des « gigantologies » reposaient sur des os d'éléphants. Avicenne (XIe siècle), Albert le Grand (XIIIe siècle) avaient déjà identifié les fossiles pour des restes d'êtres vivants. Au XVIe siècle, Léonard de Vinci et Bernard Palissy avaient une vue assez exacte de la nature des fossiles. A partir du XVIIIe siècle, les fossiles sont reconnus comme des restes d'organismes, le scepticisme de Voltaire à cet égard étant une exception. Buffon ajouta une notion nouvelle, à savoir que certains fossiles étaient les restes d'êtres disparus et totalement éteints. Enfin, Cuvier sera le fondateur incontesté de la paléontologie. Il montrera que l'étude des fossiles repose sur l'anatomie comparée, et, dans les *Recherches sur les ossements fossiles* (1812), il expliquera ses reconstitutions de deux Ongulés Périssodactyle et Artiodactyle du gypse de Montmartre.

Les fossiles plus anciens sont relativement simples, et une complexification croissante se manifeste progressivement. Des roches non métamorphisées (Transvaal oriental), âgées approximativement de 3,2 milliards d'années, portent des microtraînées de matière organique (9 μ de long) et renferment des microfossiles. Pendant une longue période, allant de 3,2 milliards à 1 milliard d'années, on trouve, dans le Sud africain, l'Ontario et l'Arizona, des preuves d'activité vitale et des micro-organismes fossilisés; ce sont surtout des Algues fort proches des Cyanophycées (Algues bleues) et des Bactéries; ces dernières ont participé à la formation des roches ferrugineuses et phosphatées précambriennes. Les stromatolithes, formations particulières, sont abondants; tout d'abord considérés comme des Algues, ils sont interprétés actuellement comme des précipitations de calcaire sur des filaments d'Algues bleues.

Les fossiles animaux précambriens sont connus par des fragments isolés de Polychètes, de méduses, de Pennatulides et surtout par la faune d'Ediacara, gisement découvert, en 1947, en Australie à 300 km au nord d'Adélaïde; cette faune de plus de mille spécimens renferme des méduses, des Pennatulides (l'abondance des Cnidaires flottants explique le nom d'*ère des méduses*), des Annélides et des organismes non identifiés avec certitude, peut-être des Échinodermes. Aucun Mollusque, probablement aucun Échinoderme, aucun Arthropode et aucun Vertébré n'est présent. L'absence de coquilles et de squelettes indique la carence d'un certain métabolisme du calcaire.

Évolution du règne végétal

Au Cambrien, vivaient des Algues vertes, rouges et brunes. Les Champignons les plus anciens datent du Dévonien. Les Bryophytes sont connus dans l'Ordovicien et le Silurien supérieur. Les premiers Cryptogames vasculaires (Psylophytes, *Rhynia* à structure primitive) apparaissent au Silurien inférieur; les Psylophytes persistent au Dévonien inférieur. A la base du Dévonien



C. Bevilacqua

◀ *Un Poisson fossile de l'Éocène :* Platax sp., *retrouvé dans les gisements de Bolca (Musée National d'Histoire Naturelle, Vérone).*



I.G.D.A.

◀ *Reconstitution de deux espèces du genre* Rhynia (*A,* Rhynia major; *B,* Rhynia gwynnevaughanii); *les sporanges sont représentés bien qu'ils ne furent jamais repérés sur ces premières Cryptogames vasculaires (d'après Emberger et Boureau).*



C. Bevilacqua

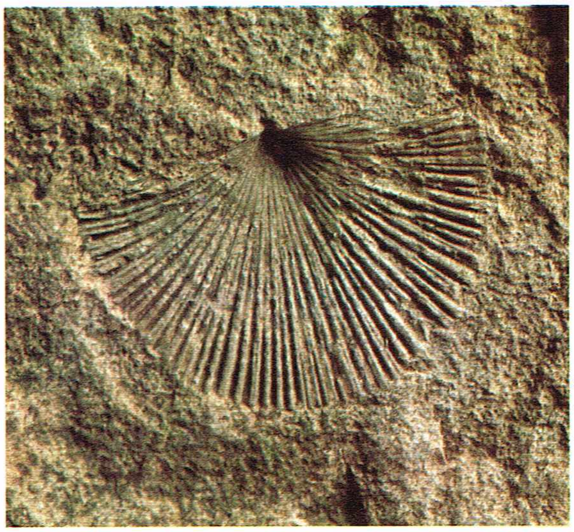
moyen, les premières Ptéridospermées (Fougères à graines) sont signalées, et le Dévonien moyen connaît les vraies Fougères et quelques Articulées. Du Silurien supérieur au Dévonien se succèdent des Cryptogames vasculaires à structure de plus en plus complexe. Ces groupes s'épanouissent au Carbonifère et participent à la formation de la grande forêt houillère. Les Conifères appartenant aux Phanérogames, ou plantes à graines, apparaissent pendant le Carbonifère. Au Jurassique et au Crétacé inférieur, les Gymnospermes prédominent. Quelques Angiospermes ont été identifiées dès le Trias et le Lias, mais elles s'épanouissent à la fin du Crétacé.

Aux premières traces végétales font suite des végétaux dont les structures marquent une complication progressive; une structure primitive précède toujours dans le temps une structure plus complexe. Seule l'évolution fournit une explication de ces progressions chronologiques.

Évolution du règne animal

Au Précambrien, très peu d'Invertébrés ont laissé des fossiles : le métamorphisme est peut-être responsable de cette carence. Mais dès le Cambrien, d'abondants fossiles d'Annélides, de Bryozoaires, de Brachiopodes, de Mollusques, d'Arthropodes et d'Échinodermes sont présents; tous présentent une évolution en rapport avec les temps géologiques. Prenons l'exemple des Brachiopodes: au Cambrien prédominent les Inarticulés (lingules) ; les Articulés *(Orthis)* existent déjà et seront de plus en plus nombreux et diversifiés; les Pentaméracés, caractéristiques du Silurien supérieur, seront relayés par les Spiriféracés au Dévonien; au Secondaire, les Inarticulés ne comptent plus que quelques reliques; les Articulés disparaissent progressivement, et seules se maintiennent des Rhynchonelles, des Térébratules et des Térébratelles, qui comptent encore actuellement des représentants.

Le premier Insecte connu est le Collembole *Rhyniella*. Au Carbonifère, les Insectes comprennent des groupes disparus : Paléodictyoptères, Protoodonates, Protoorthoptères, Protoéphéméroïdes; les Holométaboles datent du Permien, les premiers Diptères et Hyménoptères, du Jurassique; les Lépidoptères, plus récents, sont apparus à l'Éocène, leur présence étant solidaire de celle des



G. Leonardi - G. Pinna

plantes à fleurs. Les Hémimétaboles ont donc précédé les Holométaboles, et les ordres les plus évolués sont les plus récents.

Ces conclusions sont encore plus manifestes chez les Vertébrés car les fossiles, beaucoup plus abondants, sont étudiés soigneusement et l'anatomie comparée permet des déductions intéressantes. Les Vertébrés les plus anciens, les Agnathes ou Vertébrés sans mâchoires, existent dès le Silurien-Dévonien; ce sont des formes ossifiées, alors que leurs représentants actuels sont mous (lamproies, myxine). Les premiers Vertébrés à mâchoires, ou Gnathostomes, sont connus à partir du Silurien; ce sont des Poissons qui coexistent alors avec les Agnathes. Au Silurien, apparaissent successivement les Arthrodires et les Acanthodiens, au Dévonien les Sélaciens (raies observées seulement au Jurassique inférieur), puis les Actinoptérygiens, les Crossoptérygiens et les Dipneustes.

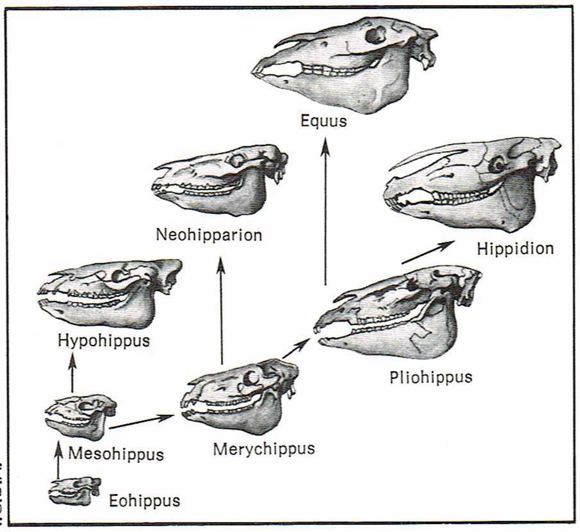
Ichthyostega, le premier Amphibien Stégocéphale, a été découvert dans le Dévonien supérieur du Groenland;

▲ Ci-dessus, feuille de Betula carpinea. Présentes dès le Trias et le Lias, les Angiospermes s'épanouissent à la fin du Crétacé. En haut, à droite, Orthys anomala, Brachiopode fossile du Silurien (Allemagne).



G. Leonardi - G. Pinna

▶ Les Reptiles apparaissent à la base du Carbonifère inférieur avec des Cotylosaures (ici, Lobidosaurus hamatus du Permien au Texas), qui s'éteignirent au Permien supérieur.



I.G.D.A.

les Stégocéphales disparaissent au Lias inférieur. Les Anoures sont signalés dès le début du Trias (*Protobatrachus* de Madagascar) et les Urodèles à partir du Crétacé supérieur.

Les Reptiles apparaissent à la base du Carbonifère inférieur avec des Cotylosaures, qui s'éteignent au Permien supérieur. Les premiers Reptiles mammaliens peu différenciés (Pélycosaures) datent du Carbonifère supérieur et du Permien inférieur; au Trias, leur succèdent les Thérapsidés (Cynodontes, Trytilodontes), qui ressemblent davantage aux Mammifères. Les Reptiles non mammaliens et les Sauropsidés sont plus tardifs; les Squamata datent du Trias, les Lacertiliens du Jurassique supérieur, les Ophidiens du Crétacé supérieur. Crocodiliens et Chéloniens sont connus au Trias moyen; les ichtyosaures s'étendent du Trias moyen au Crétacé supérieur; les plésiosaures vivent à partir du Trias inférieur pendant tout le Secondaire.

Les Oiseaux, qui proviennent des Sauropsidés, apparaissent au Jurassique supérieur *(Archaeopteryx)*.

Les premiers Mammifères alliés aux Reptiles mammaliens datent du Jurassique inférieur; c'est seulement au Crétacé qu'apparaissent les Marsupiaux et les Mammifères placentaires. Les Mammifères placentaires tertiaires les plus archaïques s'éteignent rapidement et les ordres apparaissent progressivement. Des Insectivores vivaient au Crétacé supérieur; ils persistent dans le Paléocène et sont alors entourés de Lémuriens, de Créodontes (Carnivores primitifs), de Condylarthres porteurs de griffes ou de sabots, et d'Amblypodes. Le Paléocène européen et surtout d'Amérique du Nord compte, outre des Placentaires, des Marsupiaux et des Multituberculés. Dès l'Éocène, les Multituberculés et les Créodontes disparaissent; les Marsupiaux, les Lémuriens insectivores se maintiennent et une floraison de groupes se manifeste : Périssodactyles et Artiodactyles, Proboscidiens, Édentés, Rongeurs, Carnivores fissipèdes, Cétacés, Simiens. L'Oligocène marque la fin des Condylarthres et des Amblypodes. Les Placentaires comprenant les familles actuelles se diversifient. Les Vertébrés témoignent donc également d'une évolution progressive allant toujours du plus simple au plus complexe. La progression organique et l'adaptation à des milieux nouveaux se manifestent sans ambiguïté.

Les règnes végétal et animal témoignent d'une concordance rigoureuse entre l'époque d'apparition d'une catégorie taxinomique et la place que lui confère son organisation. Les Cryptogames vasculaires précèdent les Phanérogames, et, parmi ces dernières, les Gymnospermes apparaissent avant les Angiospermes. Chez les Vertébrés, les Agnathes précèdent les Poissons, qui précèdent eux-mêmes les Amphibiens et les Reptiles, auxquels feront suite les Oiseaux et les Mammifères.

Les lignées évolutives

Dans quelques cas, il est possible de suivre, dans les couches géologiques successives et de plus en plus jeunes, des fossiles dont les caractères évoluent progressivement; ainsi se dessinent des lignées évolutives offrant un aspect buissonnant et composées de types

LES PINSONS DE DARWIN (D'APRÈS P. R. EHRLICH ET R. W. HOLM)

ESPÈCES	CARACTÈRES	ALIMENTATION	NOMBRE D'ILES OU L'ESPÈCE VIT EN PERMANENCE
Geospiza magnirostris	Grande; vit sur le sol, dans les buissons et et les arbres.	Quelques variétés de grosses graines très dures.	14
Geospiza fortis	Moyenne; même habitat que la précédente.	Grande variété de petites et grosses graines moyennement dures.	12
Geospiza fuliginosa	Petite; vit sur le sol plus que les deux précédentes.	Grande variété de petites graines molles.	14
Geospiza difficilis	Moyenne; vit sur le sol.	Graines molles probablement.	7
Geospiza scandens	Moyenne; au repos sur *Opuntia*' (Cactées).	Petite variété de graines pas trop dures, tissus végétaux mous, nectar.	11
Geospiza conirostris	Grande; mode de vie mal connu, ressemblance avec la précédente.		3
Platyspiza crassirostris	Grande; vit dans les buissons denses et les grands arbres.	Fruits charnus, graines molles ou un peu dures, jeunes feuilles, fleurs.	10
Camarhynchus psittacula	Moyenne; vit dans les arbres, les buissons, parfois sur le sol.	Insectivore; creuse les tissus ligneux des grosses branches.	11
Camarhynchus pauper	Comme la précédente qu'elle remplace dans l'île Charles.		1
Camarhynchus parvulus	Petite; vit dans les arbres, les buissons, les Cactées, sur le sol.	Insectivore; creuse moins profondément que *c. psittacula*.	12
Cactospiza pallida	Moyenne; mœurs rappelant celles des tanagras.	Utilise une épine de cactus pour attraper les larves dans les branches.	7
Cactospiza heliobates	Moyenne; mœurs mal connues; vit dans la mangrove côtière.		2
Certhidea olivacea	Petite; ressemble à une fauvette; vit à tous les niveaux dans les arbres.	Carnivore, de préférence les petites larves.	16
Pinaroloxias inornata	Moyenne; vit sur le sol et dans les arbres.	Insectes, nectar, quelques fruits.	1

de plus en plus récents. Parmi ces lignées, certaines sont particulièrement bien connues : celles des Équidés, des Camélidés, des Proboscidiens.

Lignée des Équidés

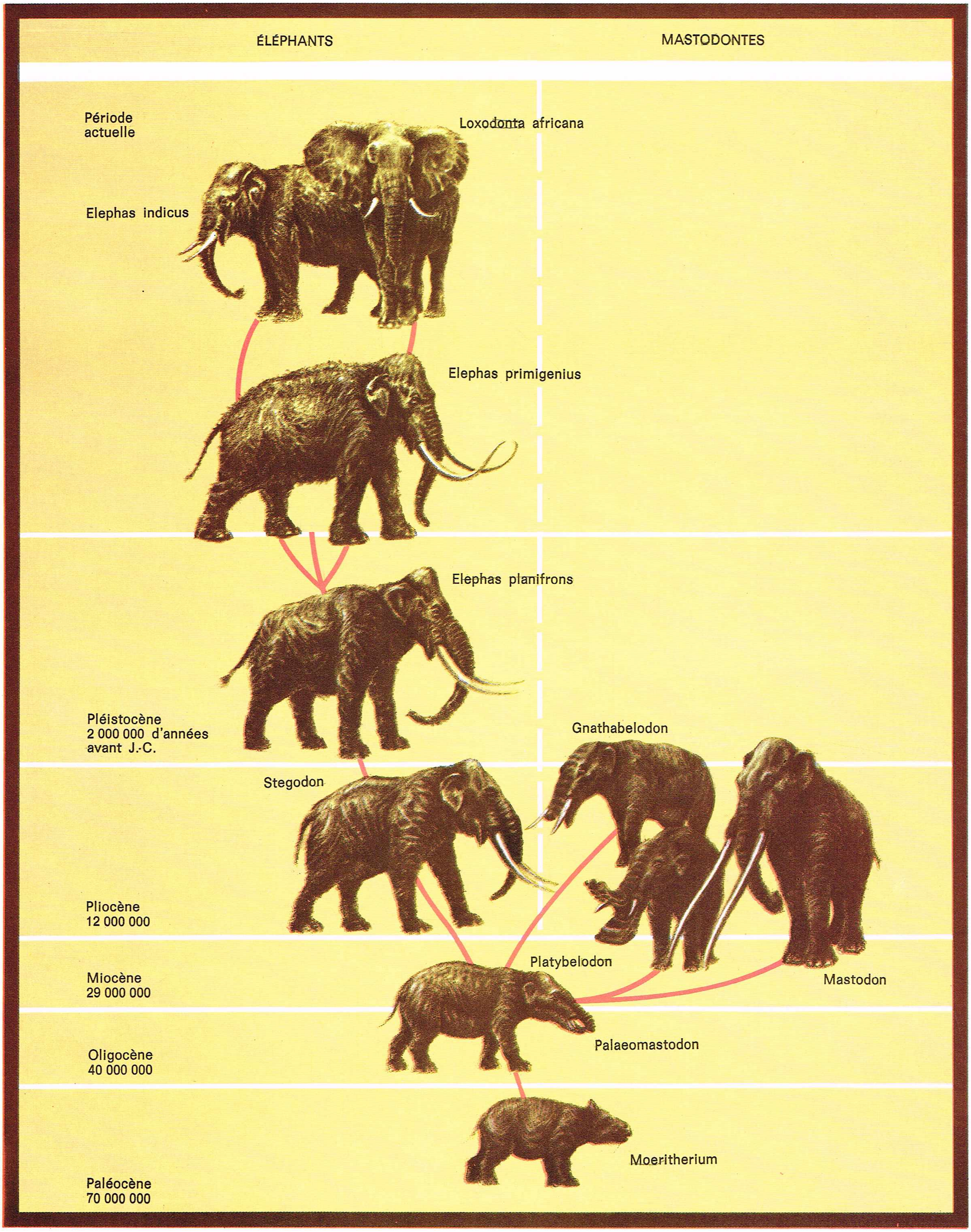
Le tableau ci-dessus résume l'évolution buissonnante, de l'Éocène inférieur au Quaternaire, des lignées d'Équidés en Amérique, en Asie et en Europe.

Lignée des Proboscidiens

Les Proboscidiens présentent un aspect particulièrement buissonnant; la variation des incisives, ou défenses, et des molaires est très intense.

Les premiers Proboscidiens datent de l'Éocène moyen et de l'Oligocène inférieur d'Égypte; les couches du Fayoum abritent le *Mœritherium*, forme archaïque de la taille d'un ours, qui devait mener une vie amphibie ou aquatique. Le crâne, normal, porte une denture composée de trois incisives en haut, deux en bas, une canine en

▲ A gauche, évolution du crâne des Équidés (d'après Simpson). A droite, tableau récapitulatif de l'évolution buissonnante des lignées d'Équidés (d'après Arambourg).



Marcelo Socias

haut, et six molaires en haut et en bas. La trompe n'existe pas.

A partir du *Mœritherium* divergent trois rameaux : les mastodontes, les éléphants et les dinothères. Dans ces trois rameaux se manifestent un accroissement de la taille, le développement de la trompe, un allongement des deuxièmes incisives aux mâchoires supérieure et inférieure et une diminution du nombre des molaires. Outre ces caractères communs aux trois rameaux, chacun d'eux offre des particularités.

Le rameau des mastodontes est particulièrement buissonnant. Ils naissent en Afrique (couches du Fayoum en Égypte) à l'Oligocène et, rapidement, gagnent tous les continents excepté l'Australie. Au Miocène inférieur, ils sont en Europe et en Asie ; au Miocène moyen, ils arrivent en Amérique du Nord, puis en Argentine et en Bolivie. Le *Palaeomastodon* primitif, de la taille d'un rhinocéros, possédait de courtes défenses inférieures et supérieures et une petite trompe. La branche des *Tetrabelodon* comprend des espèces à quatre défenses, les inférieures étant plus allongées que chez les *Palaeomastodon*. La branche des *Amebelodon* et des *Platybelodon* est dotée d'une mandibule de plus en plus aplatie portant deux défenses, élargies en pelle, probablement utilisées à retourner la vase. La branche des *Mastodon* possède deux défenses supérieures, pouvant mesurer jusqu'à 2,50 m. L'atrophie ou l'absence des défenses inférieures entraînent, chez certains types, la transformation de la mandibule, qui acquiert l'aspect d'une spatule et atteint parfois 1,50 m. Les molaires des *Mastodon* sont hérissées de collines tuberculeuses.

Le rameau des éléphants, caractérisés par des molaires en râpes et deux défenses supérieures, apparaît au Miocène dans l'Ancien Monde. La branche des mammouths gagne l'Amérique du Nord, puis l'Amérique du Sud. A la fin du Quaternaire, les mastodontes et les mammouths *(Elephas primigenius)* s'éteignent.

Actuellement, vivent encore deux espèces d'éléphants : l'éléphant d'Asie *(Elephas indicus)*, dérivé d'*Elephas antiquus*, et l'éléphant d'Afrique *(Elephas africanus)*, dérivé d'*Elephas atlanticus*. Ils portent deux défenses correspondant aux incisives supérieures ; leurs quatre molaires, une par demi-mâchoire, sont puissantes et garnies de crêtes d'émail séparées par des vallées de cément. Lorsqu'elle est usée, la molaire tombe, et une autre la remplace.

Enfin, le troisième rameau, celui des *Dinotherium*, apparaît brusquement en Europe au Miocène inférieur. Ces formes ont un crâne bas, qui contraste avec le crâne élevé des éléphants actuels. Les défenses supérieures ont disparu, mais les mâchoires inférieures sont devenues de fortes défenses recourbées vers l'arrière. Chaque demi-mâchoire porte cinq molaires garnies de crêtes transversales, rappelant celles des dents du *Meritherium*. Les *Dinotherium* du Miocène moyen mesuraient 2,70 m, mais *Dinotherium gigantissimum* (Pliocène inférieur et moyen) atteignait 4 à 5 m.

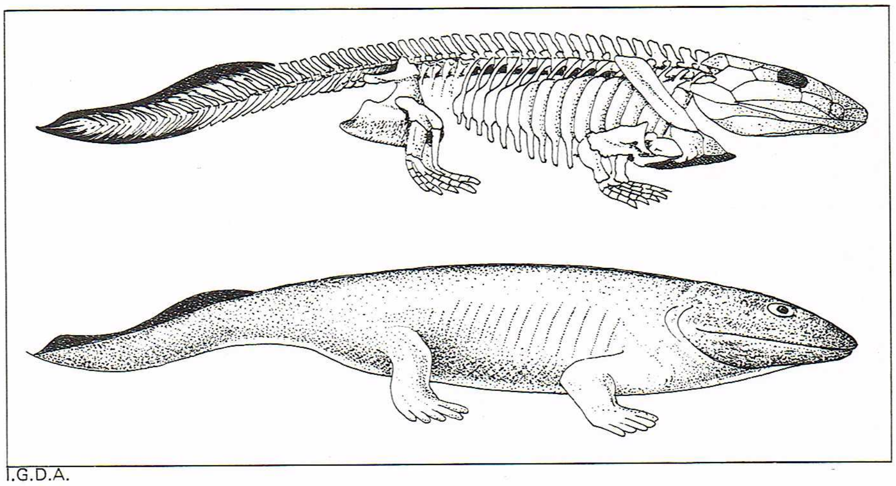
L'exemple des Proboscidiens illustre bien la notion d'évolution buissonnante, dans laquelle à partir de rameaux principaux divergent des ramifications secondaires.

Les diverses séries évolutives présentent souvent des *hypertélies*, c'est-à-dire des développements exagérés : défenses recourbées en dedans, bois extravagants de quelques Cervidés, canines-poignards de *Machairodus* et de *Smilodon*. Une croissance allométrique ou différentielle pourrait expliquer les hypertélies ; un organe possédant un taux de croissance différent de celui de l'organisme est dit *hétérogonique*, ou *allométrique*. Un tel organe acquiert des dimensions excessives lorsque l'organisme s'agrandit. Une formule mathématique permet de préciser le rapport entre les dimensions de l'organe et de l'organisme.

— *Les formes intermédiaires*. Elles présentent des traits caractéristiques présents dans deux catégories taxinomiques, deux classes par exemple. En voici quelques exemples choisis chez les Vertébrés.

Ichthyostega. Ce Tétrapode fut découvert, en 1931, dans les Vieux Grès rouges du Dévonien supérieur du Groenland oriental et décrit par le Suédois S. Soderbergh (1932). Actuellement, plus de deux cents spécimens sont connus et étudiés, notamment par Jarvik. *Ichthyostega*, tout en possédant des pattes, présente à la fois des caractères de Poissons Crossoptérygiens Rhipidistiens et d'Amphibiens Stégocéphales. Parmi les premiers, il faut mentionner la présence de canaux sensoriels dans les os et la joue composée des mêmes os (postorbitaire, jugal, lacrymal, maxillaire, quadratojugale). Dépourvu de branchies, *Ichthyostega* ne possède pas d'opercule ; et le pré-opercule, en régression, est devenu un os écailleux et isolé, qui disparaîtra totalement chez les autres Stégocéphales. Le toit crânien est déjà celui d'un Stégocéphale, mais les structures du palais buccal, de la mandibule, de la colonne vertébrale sont plus proches de celles des Rhipidistiens. Le crâne s'articule avec la colonne vertébrale par un double condyle occipital, absent chez les Rhipidistiens. Malgré des pattes puissantes, *Ichthyostega* possède encore une nageoire impaire caudalo-dorsale dont la structure rappelle celle d'une nageoire impaire de Rhipidistien. La présence de cette nageoire révèle qu'*Ichthyostega* menait, le plus souvent, une vie aquatique. Le squelette interne de la nageoire pectorale du Rhipidistien *Eusthenopteron* correspond à un bras en miniature, bien qu'il mène une vie toujours aquatique. *Ichthyostega* représente un chaînon entre les Poissons Crossoptérygiens Rhipidistiens et les Amphibiens Stégocéphales ; sa structure et son organisation le rendent apte à vivre sur terre et dans l'eau.

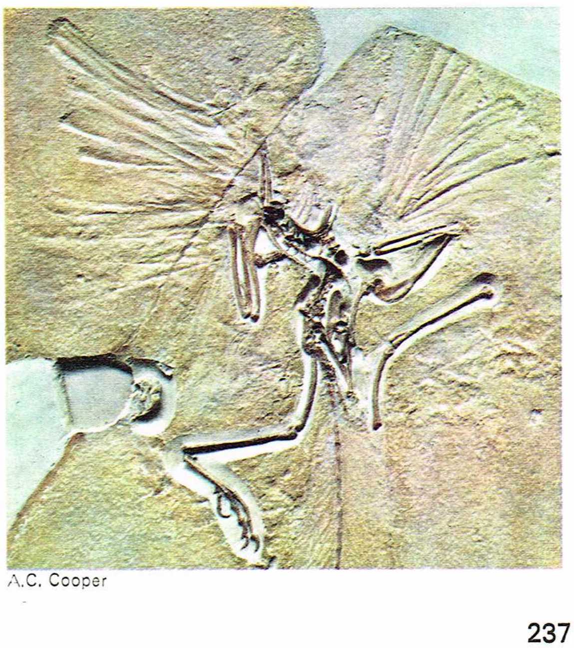
Archaeopteryx. Cet animal présente des caractères mixtes entre Reptiles et Oiseaux. Quatre exemplaires sont connus : le premier (musée de Londres) fut découvert, en 1861, dans le calcaire lithographique du Jurassique supérieur de Bavière (Solenhofen), le deuxième (musée de Berlin) près d'Eichstädt (1877), le troisième (1956) au voisinage du premier, et le quatrième, très fragmentaire, a été retrouvé dans des collections du musée de Haarlem (1970). Dans cette association de caractères reptiliens et aviens, les premiers prédominent et comprennent : la non-pneumaticité des os, la présence



I.G.D.A.

▲ ***Squelette et reconstitution, d'après Jarvik, d'un* Ichthyostega, *Amphibien Stégocéphale du Dévonien supérieur ; ce Tétrapode se présente comme une forme intermédiaire entre Poissons Crossoptérygiens Rhipidistiens et Amphibiens Stégocéphales (on observera en particulier la structure de la queue).***

◀ ***Page ci-contre, la lignée des Proboscidiens, du* Mœritherium, *forme archaïque du Paléocène, aux* Elephas indicus *et* Loxodonta africana, *formes actuelles.***



A.C. Cooper

◀ ***Empreinte d'un* Archaeopteryx *montrant des caractères reptiliens et aviens ; il représente une forme de passage entre Reptiles et Oiseaux.***

▼ *En haut, les ressemblances embryonnaires traduisent des liens de parenté; ainsi les Mollusques Nudibranches (ici,* **Aeolidiella sanguinea**), *à l'état adulte, sont dépourvus de coquille, mais une coquille transitoire existe au cours du développement et montre leurs affinités avec des Gastéropodes à coquille. En bas, formes larvaires et adulte du Rhizocéphale* **Sacculina carcini**; *A, nauplius; B, cypris; C, adulte parasitant le crabe* **Carcinus maenas**, *vu par la face ventrale. L'adulte étant profondément modifié par le parasitisme, seule la morphologie normale des stades larvaires permet l'identification systématique.*

de dents, la forme amphicœlique des vertèbres, six vertèbres sacrées (les Oiseaux en possèdent de 11 à 23), une longue queue à vertèbres bien séparées, la gracilité des côtes non articulées au sternum et dépourvues d'apophyses uncinées, la présence de côtes ventrales rendant impossible le vol, la non-soudure des métacarpiens et des métatarsiens, la présence de griffes, les dimensions analogues du péroné et du tibia, une structure cérébrale avec lobes optiques et cervelet assez peu développés. Les caractères aviens sont moins nombreux : présence de plumes sur les bras (rémiges) et sur la queue (rectrices), structure des plumes composées d'un rachis avec barbes et barbules, soudure des deux clavicules en une fourchette, allongement du pubis vers l'arrière. L'ensemble des caractères laisse supposer qu'*Archaeopteryx* n'était pas un bon voilier.

— *Formes intermédiaires entre les Reptiles mammaliens et les Mammifères*. Chez les Reptiles, l'articulation mandibulaire se fait entre le carré et l'articulaire; chez les Mammifères, elle intéresse le squamosal et le dentaire. La distinction entre Reptiles et Mammifères repose donc sur un caractère précis. Mais les travaux paléontologiques modernes révèlent que les deux types d'articulation, carré-articulaire et squamoso-dentaire, se trouvent réunis chez des Reptiles mammaliens et des Mammifères du Trias supérieur ou du Lias inférieur de divers pays. Ces animaux à double articulation appartiennent-ils aux Reptiles ou aux Mammifères? Leur place dans l'une ou l'autre des classes est arbitraire. Il existe donc des formes intermédiaires entre Reptiles mammaliens et Mammifères.

Le facteur durée tient une place importante dans les preuves paléontologiques, qui constituent un argument de poids en faveur de l'évolution.

Preuves embryologiques

Le développement des individus, ou ontogenèse, présente de nombreux faits qui ne se comprennent que dans une perspective évolutive.

Les étapes embryonnaires des organes offrent des ressemblances avec les mêmes organes dans d'autres groupes. A une certaine phase du développement, la corde dorsale d'*Amphioxus* et des Agnathes se retrouve chez tous les Vertébrés; son absence rendrait impossible l'édification de la colonne vertébrale. Le cœur du fœtus humain comprend un tube courbé divisé en une oreillette, un ventricule et un bulbe; à ce stade de différenciation il correspond à un cœur de Poisson. La région cervicale des embryons d'Amniotes porte des fentes branchiales rappelant celles des Poissons. Tous les embryons de Vertébrés possèdent des arcs branchiaux; à l'état adulte, ils ne sont fonctionnels que chez les Agnathes et les Poissons; chez les autres Vertébrés, ils participent à la formation de l'appareil respiratoire (trompe d'Eustache), d'organes lymphoïdes (amygdale, thymus) et de la région cervicale. La larve pédonculée de la comatule, le seul Crinoïde libre, rappelle l'adulte pédonculé des autres types de Crinoïdes.

Comment interpréter ces répétitions sans admettre l'existence d'une origine commune aux organismes qui, au cours de leur ontogenèse, possèdent les mêmes organes et passent par les mêmes stades? Haeckel (1866) résuma ce fait par une phrase lapidaire : « L'ontogénie est une courte récapitulation de la phylogénie. » Cette loi biogénétique fondamentale rappelle que pendant son développement l'animal repasse rapidement par les états de ses ancêtres. Ainsi s'expliquent les organes transitoires des embryons. Les fœtus des baleines possèdent des ébauches dentaires qui ne percent pas la gencive et s'atrophient rapidement; elles témoignent de l'état cétodonte des ancêtres de la baleine dotés de fanons cornés. A l'état adulte, les Mollusques Nudibranches sont dépourvus de coquille, mais une coquille transitoire existe au cours du développement et montre leur descendance à partir de Gastéropodes à coquille. Autrefois considérés comme des Mollusques, les Tuniciers montrent des affinités avec les Vertébrés en raison de la présence de certains organes analogues à ceux d'*Amphioxus*.

Mais à la loi de Haeckel on préfère actuellement les lois de von Baer (1828), plus exactes, qui ont été tirées de l'oubli par des embryologistes anglais. Elles reconnaissent que, pendant le développement, les structures et les caractères généraux apparaissent avant les caractères particuliers; par exemple, un chien est successivement un Vertébré, puis un Mammifère et enfin un Canidé. L'ontogenèse ne récapitule pas la phylogenèse, car la loi de Haeckel s'applique aux organes et non à l'organisme entier. Ainsi, l'embryon humain possède des fentes branchiales, une notocorde, un cœur rappelant les mêmes organes de l'embryon de Poisson, mais l'embryon humain ne possède à aucun moment la structure d'un Poisson adulte. Haeckel avait d'ailleurs distingué des caractères *palingénétiques* (de *palingenésie*, renaissance), ou caractères ancestraux, et des caractères *cœnogénétiques* (de *cainos*, nouveau) ou caractères nouveaux, s'ajoutant aux premiers. Les fentes branchiales, le cœur courbé en S, la corde dorsale sont palingénétiques, alors que le placenta est cœnogénétique. Les caractères cœnogénétiques correspondent souvent à des adaptations à un mode de vie particulier. Les diverses larves pélagiques des Échinodermes, des Crustacés et des Annélides sont des adaptations cœnogénétiques à la vie pélagique, particulières aux phases larvaires.

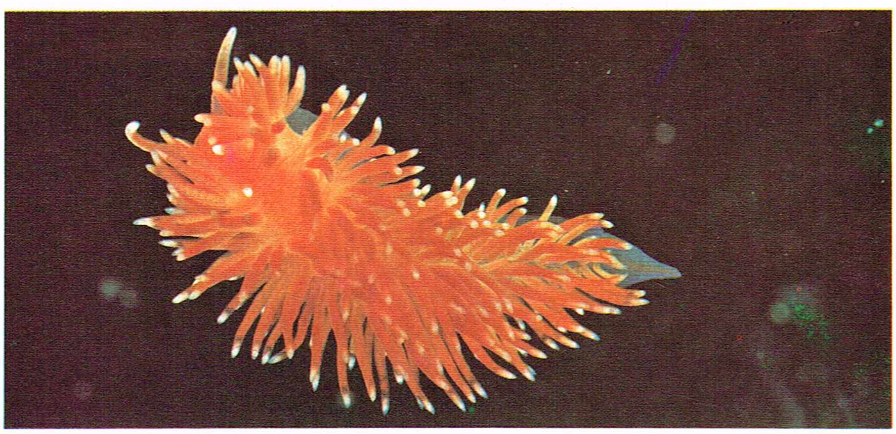
Chez les adultes profondément modifiés par le parasitisme, la persistance des stades larvaires permet une identification systématique. Ainsi, la sacculine parasite du crabe, le peltogaster parasite des pagures sont des Rhizocéphales totalement déformés par le parasitisme, et seules leurs larves révèlent leur position systématique.

Les ressemblances embryonnaires traduisent des liens de parenté. Le développement des Annélides et des Mollusques indique une origine commune. Le Procordé *Amphioxus* présente des caractères d'Invertébrés (épiderme avec une seule couche de cellules, sang incolore, néphridie à solénocytes), et son ontogenèse rappelle celle des Vertébrés.

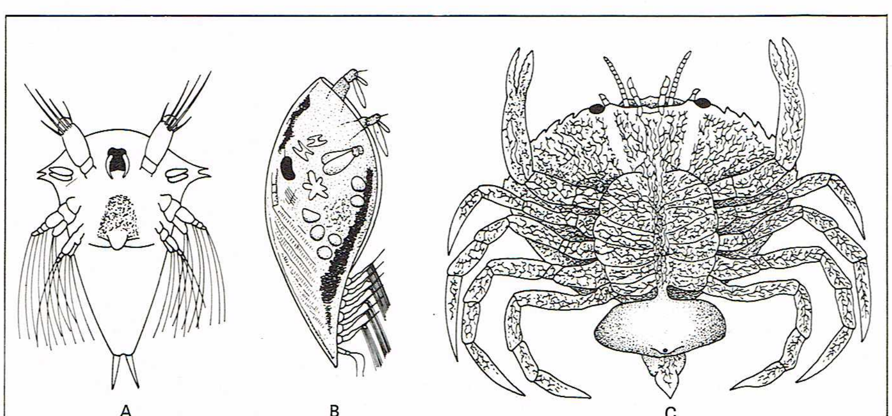
Preuves anatomiques

L'anatomie et l'anatomie comparée apportent des arguments intéressants à la théorie de l'évolution.

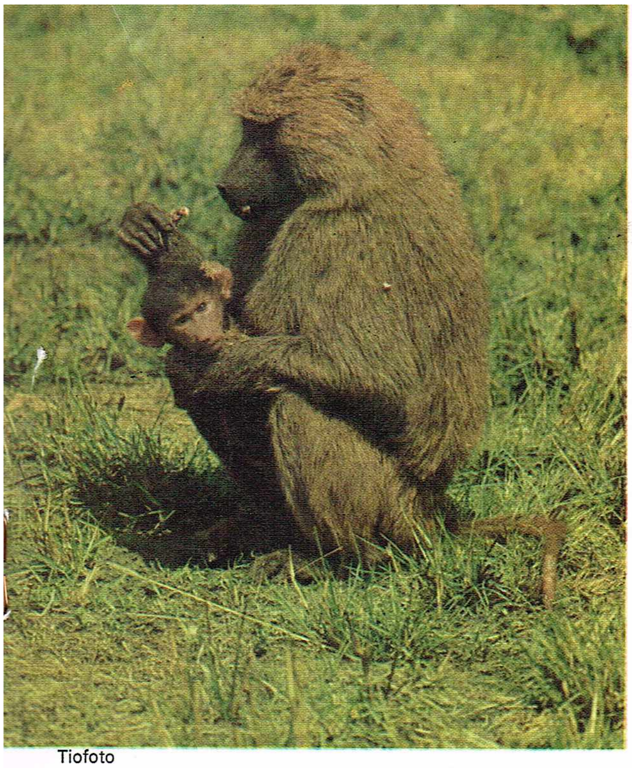
L'embryologie révèle que des organes de morphologie et de physiologie différentes possèdent parfois une origine commune; ils présentent des rapports constants



H. Chaumeton - Jacana



I.G.D.A.



Tiofoto

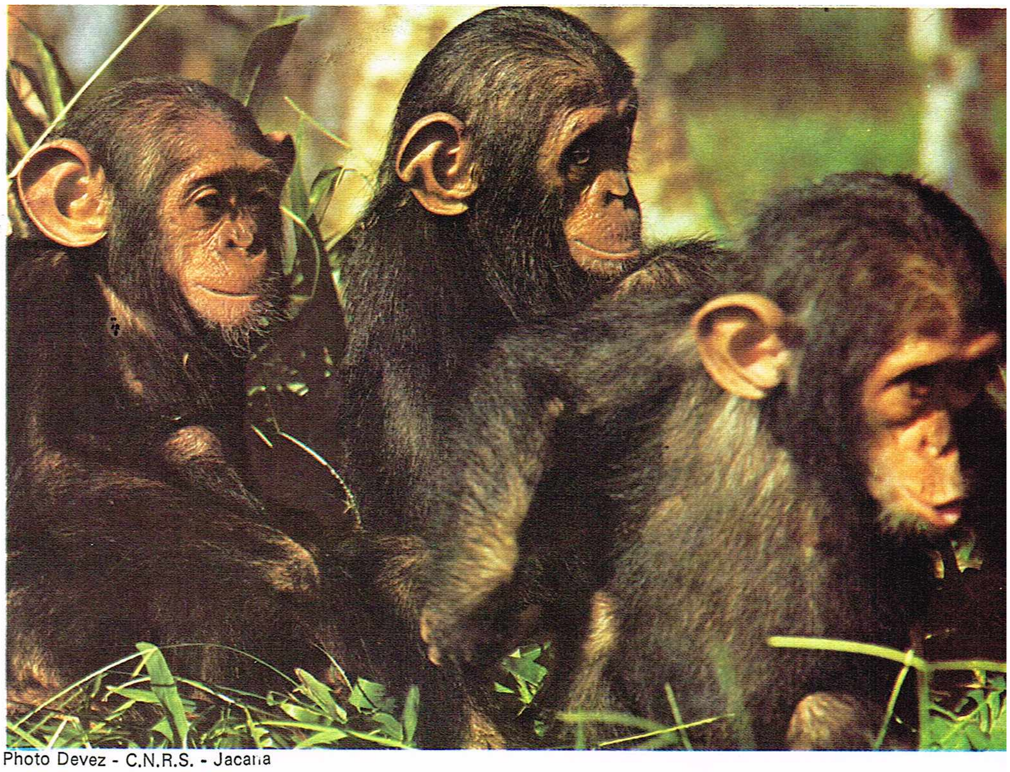


Photo Devez - C.N.R.S. - Jacana

▲ *La biochimie, comme l'anatomie comparée, met en évidence l'unité du vivant; ainsi, des réactions croisées ont été obtenues entre la transferrine humaine et les transferrines des Simiens des genres* **Papio, Pan** *(représentés respectivement à gauche et à droite), et* **Macaca.**
▼ *La technique des agglutinations permet de déceler des affinités réelles : ainsi la parenté entre la limule (ici, un fossile du Kimméridgien de Solenhofen :* **Mesolimulus walchii**) *et les Arachnides a été mise en évidence.*



G. Leonardi - G. Pinna

de situation, d'innervation avec les organes voisins. Ces organes sont des *organes homologues*. Darwin avait déjà constaté que « la main de l'homme faite pour saisir et toucher, la griffe de la taupe destinée à fouir la terre, de même que la jambe du cheval, la nageoire du marsouin et l'aile de la chauve-souris » sont « construites sur le même plan et renferment des os semblables placés dans la même position relative ». Une évagination du tube digestif antérieur produit la vessie natatoire et le poumon. Chez les Poissons Dipneustes, la vessie natatoire se plisse, forme des alvéoles et prend la structure d'un poumon; elle devient un poumon fonctionnel chez les Protoptères. Tous les Mammifères, à quelques exceptions près, possèdent 7 vertèbres cervicales, aussi bien la girafe au long cou que la baleine sans cou. L'armature buccale d'un Insecte broyeur compte le même nombre de pièces que celle d'un Insecte piqueur. Le crâne des Mammifères comprend toujours les mêmes os; les connexions des os entre eux et des os avec les organes des sens mettent en évidence les homologies. L'homologie des osselets de l'oreille moyenne des Mammifères est bien connue; l'étrier est homologue de l'hyomandibulaire des Poissons; le marteau, l'enclume, le tympanique sont respectivement homologues du carré, de l'articulaire, de l'angulaire des Reptiles.

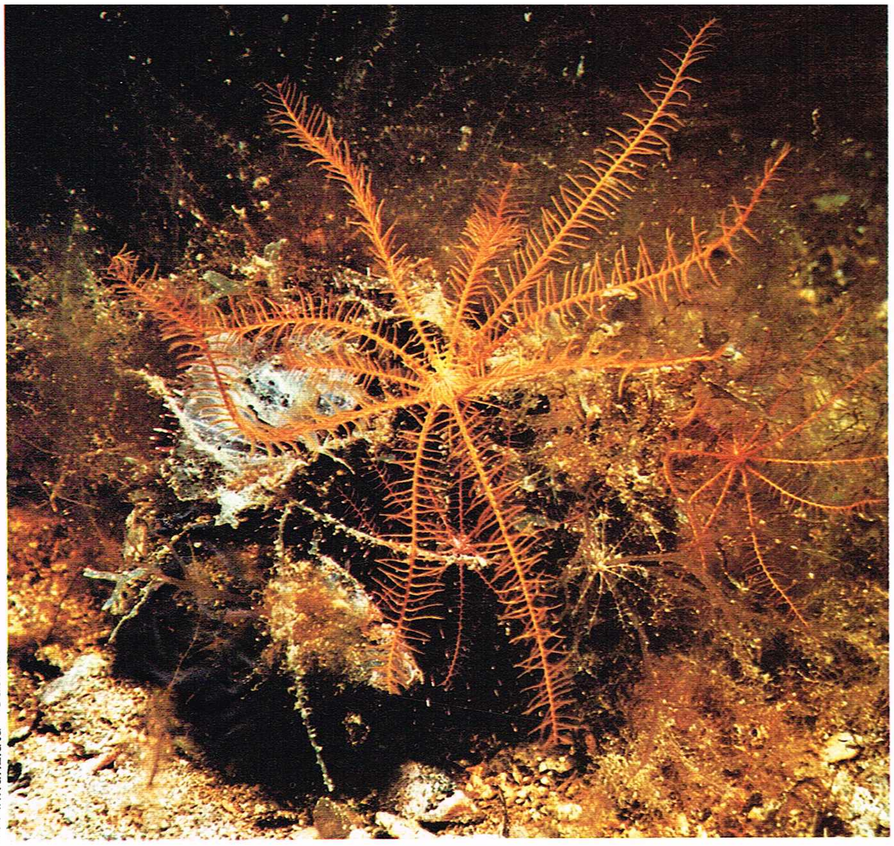
Les organes rudimentaires, peu développés et n'exerçant plus de rôle, sont des homologues d'organes normalement développés dans des groupes plus primitifs. L'homme possède ainsi de nombreuses « reliques anatomiques » : le repli semi-lunaire de l'œil correspond au reste de la paupière nictitante fonctionnelle chez divers Mammifères; l'appendice vermiculaire représente le vestige de la portion distale du cæcum; la musculature atrophiée de l'oreille témoigne d'une oreille mobile, de même la musculature coccygienne non fonctionnelle rappelle la musculature caudale. L'embryon ou le très jeune organisme possède des organes transitoires : l'embryon d'orvet présente des ébauches de pattes, alors que l'adulte est apode; les mâchoires de quelques embryons d'Oiseaux portent des bourgeons dentaires dont la durée est éphémère.

Preuves biochimiques

La biochimie, comme l'anatomie comparée, met en évidence l'unité du vivant. Des morphologies voisines se doublent de chimismes communs. La chitine caractérise tous les Arthropodes; l'hémoglobine est présente chez tous les Vertébrés, les hémocyanines ou hémérythrines chez les Vers, les Mollusques et les Crustacés. Les Composées contiennent de l'inuline; les Crucifères et les espèces voisines renferment des hétérosides à essences sulfurées. L'hémoglobine des espèces d'un grand genre cristallise en cristaux du même système : tous les *Canis*, y compris *Vulpes*, ainsi que tous les *Felis* possèdent des hémoglobines à cristaux isomorphes. Le tissu musculaire renferme des quantités importantes d'un phosphagène qui intervient dans la concentration musculaire. La nature du phosphagène varie avec les groupes : chez les Invertébrés, c'est le plus souvent une phosphoarginine; mais chez les Annélides, c'est une phosphoglycamine ou phosphotaurocyanine. Les Vertébrés et les Procordés renferment de la phosphocréatine, et, chez les Échinodermes, le phosphagène diffère selon les groupes : les ophiures ont de la phosphocréatine, les oursins de la phosphoarginine et de la phosphocréatine.

Les groupes sanguins témoignent d'une parenté étroite entre l'homme et les singes Anthropoïdes. Les réactions d'agglutination fournissent des indications analogues. Le sérum d'un animal qui reçoit des globules rouges d'une autre espèce agglutine les hématies de cette espèce et des espèces alliées : par exemple le lapin à qui l'on injecte des globules rouges humains élabore un sérum anti-homme qui agglutine les globules rouges de l'homme et ceux des Anthropoïdes; il n'exerce pas d'action sur les globules rouges des singes inférieurs. Cette technique des agglutinations permet de déceler les affinités réelles : ainsi, la parenté entre la limule et les Arachnides a été mise en évidence. Mais elle permet aussi de séparer deux espèces morphologiquement très voisines.

La « molécularisation » de la biologie a révélé l'existence dans les substances organiques de « grandes familles moléculaires » fondées sur des ressemblances de structure et de fonctions. Elle a favorisé la recherche de filiation à l'échelle moléculaire. L'évolution moléculaire se manifeste, par exemple, dans les cytochromes *c*, les hémoglobines, les hormones neurohypophysaires. De même que des organes sont homologues, certaines protéines sont homologues parce qu'elles proviennent d'une protéine ancestrale commune (c'est le cas de l'hémoglobine et de la myoglobine). Les hémoglobines de Vertébrés (Agnathes exclus) se composent de deux chaînes α et de deux chaînes β constituées respectivement de 141 et 146 acides aminés; ainsi, la longueur de la chaîne polypeptidique est un caractère constant. Par substitutions plus ou moins nombreuses d'acides aminés, les chaînes se différencient : les chaînes β des hémoglobines de l'homme et du gorille sont identiques, sauf pour un seul acide aminé en position 104 (chez le gorille, la lysine s'est substituée à l'arginine). Quant à l'hémoglobine de la lamproie, elle ne compte qu'une chaîne polypeptidique composée de 160 acides aminés; de par sa structure, elle est très proche de la myoglobine des muscles de Vertébrés. Une globine ancestrale serait donc à l'origine de la myoglobine, de l'hémoglobine à une chaîne de la lamproie et des hémoglobines à quatre chaînes. Les transferrines sont des protéines plasmiques qui fixent spécifiquement le fer dans les organismes; elles existent chez tous les Vertébrés. Des réactions croisées entre les transferrines de diverses espèces de Poissons classées dans un même genre ont été réalisées; des réactions croisées ont également été obtenues avec la transferrine humaine et les transferrines des Simiens *Papio, Macaca* et *Pan*.



G. Annunziata - Jacana

▲ *Entre la naissance et la mort, certains groupes présentent plusieurs périodes florissantes; ainsi le Silurien et le Dévonien l'ont été pour les Crinoïdes, notamment. Ici,* Antedon mediterranea.

Ces diverses preuves paléontologiques, embryologiques, anatomiques, biochimiques établissent rigoureusement le fait de l'évolution et confirment que seule une conception évolutionniste apporte une certaine compréhension du monde vivant.

Modalités de l'évolution

La paléontologie donne une idée du déroulement de l'évolution : les êtres vivants les plus simples apparaissent les premiers et des êtres de plus en plus compliqués les suivent. Cette complexité croissante se vérifie à chaque découverte paléontologique. Dans la succession des êtres et dans l'échelle chronologique, le nouveau fossile trouve toujours une place en accord avec l'évolution. Même à l'échelon le plus bas, on constate que les Procaryotes dépourvus d'un vrai noyau (Bactéries, Mycoplasmes, Algues bleues), à organisation simple, sont apparus avant les Eucaryotes porteurs d'un noyau bien défini (végétaux verts, Champignons, animaux), et à structure beaucoup plus complexe. Les schistes du Précambrien inférieur du sud de l'Afrique (3,2 milliards d'années) renferment des Bactéries en bâtonnets et des Algues bleues unicellulaires. Au Précambrien moyen (2 milliards d'années), près du lac Supérieur aux États-Unis, vingt espèces de Procaryotes (Bactéries, Algues bleues unicellulaires et pluricellulaires) sont présentes. Les roches renferment des traces d'hydrocarbures résultant de la dégradation de la chlorophylle. Au Précambrien supérieur (1 milliard d'années), en Australie, apparaissent les premiers fossiles d'Eucaryotes : ce sont des Algues vertes unicellulaires associées à des Algues bleues. A la fin du Cambrien (600 millions d'années), les Eucaryotes manifestent une diversification intense. La coexistence des Pro- et des Eucaryotes est donc relativement récente. La chronologie du phénomène a même été imaginée.

Il est souvent admis que l'histoire évolutive de chaque groupe se déroule à peu près comme le développement des organismes. Le groupe naît d'une façon plus ou moins explosive, s'épanouit, subit une différenciation buissonnante, se spécialise, puis diminue et s'éteint plus ou moins rapidement. Ce film n'est pas toujours aussi régulier; évidemment les groupes naissent et meurent encore que quelques-uns persistent et participent à la faune actuelle : ce sont les *types panchroniques*, les reliques ou encore des fossiles vivants. En voici quelques exemples : des micro-organismes âgés de 2 milliards d'années ne peuvent être différenciés d'espèces actuelles; la lingule est un Brachiopode actuel du Pacifique; or, les Brachiopodes datent du Cambrien. Les Mollusques monoplacophores du Cambrien-Silurien sont actuellement représentés par deux espèces de *Neopilina* dans l'océan Pacifique à l'ouest du Mexique; d'autres Mollusques Gastéropodes et Lamellibranches, des Crustacés des temps primaires et secondaires sont encore présents. Certains Insectes particulièrement bien conservés dans l'ambre ressemblent étonnamment aux formes actuelles. Le cœlacanthe des eaux marines profondes de l'archipel des Comores est l'ultime représentant des Poissons Crossoptérygiens, qui se sont éteints à la fin du Crétacé. Le Reptile *Sphenodon,* de Nouvelle-Zélande, est le dernier survivant des Rhynchocéphales du Trias et du Jurassique d'Europe et d'Afrique. Les espèces panchroniques qui ne présentent réellement aucune évolution depuis les ères primaire et secondaire sont, en grande majorité, des espèces aquatiques, généralement marines. Les milieux marins d'une assez grande profondeur représentent des milieux d'une grande stabilité; celle-ci est peut-être responsable de l'arrêt de l'évolution et de la non-extinction de ces animaux. Mais il est possible aussi que les panchroniques possèdent un *épigénotype* particulièrement bien équilibré qui maintient la stabilité phénotypique.

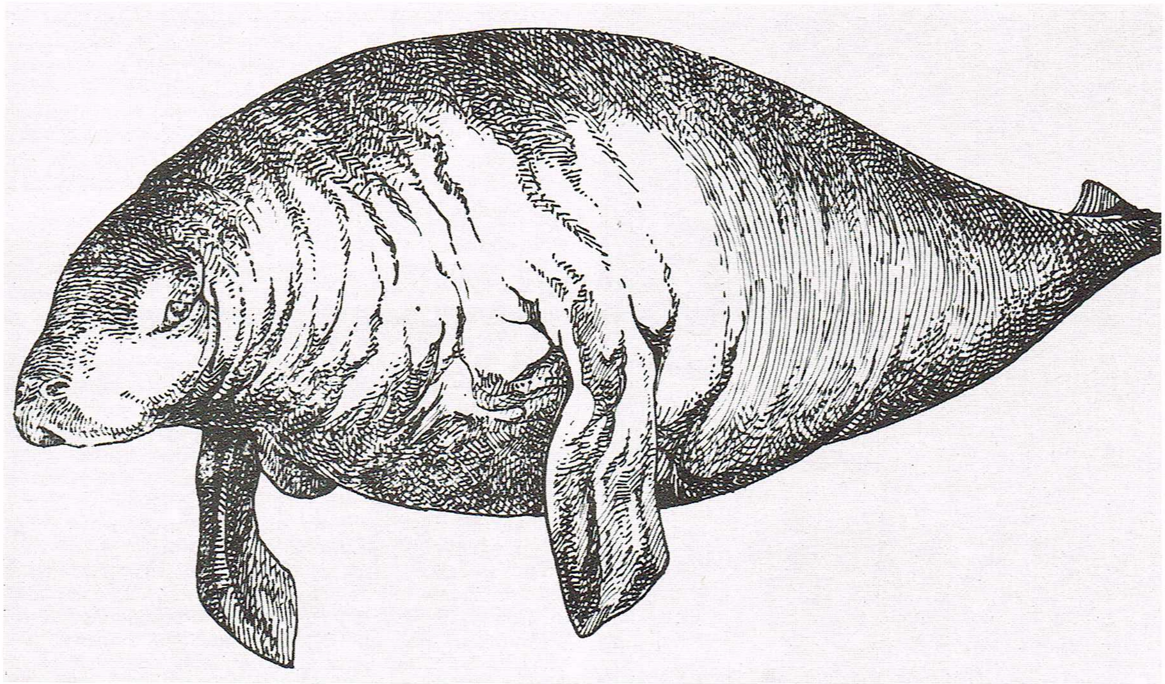
Cependant, entre la naissance et la mort, certains groupes présentent plusieurs périodes florissantes ou explosives, alors que d'autres se diversifient peu. La période de prolifération se manifeste assez rapidement après la naissance (Tribolites, Nautiles) ou beaucoup plus tardivement (les Mammifères présents dès le Trias présentent leur grande diversification au Paléocène et à l'Éocène, il y a 100 millions d'années). Divers groupes ont plusieurs périodes florissantes (les Crinoïdes au Silurien, au Dévonien, les Ammonoïdés à la fin du Dévonien, au Permien, au Trias et au Crétacé).

La diversification buissonnante prend parfois l'aspect d'une *radiation adaptative,* expression qui marque la prolifération et l'adaptation au milieu. A l'ère secondaire, les Reptiles ont, en l'absence de concurrence, occupé tous les milieux et se sont différenciés en types aquatique, terrestre et aérien, dont les dimensions variaient de celles d'une souris à celles d'un éléphant; tous présentaient une grande variété de régimes. Au début du Jurassique, les Mammifères étaient de petite taille et peu différenciés. Après la disparition des grands Reptiles secondaires, les Mammifères ont établi leur supériorité, se sont grandement diversifiés et ont occupé tous les milieux libres. La radiation adaptative coïncida donc avec une diversification intense, conditionnée par l'absence de concurrence et par l'abondance des niches écologiques non occupées. Un autre type de radiation adaptative se réalise, par exemple en Australie, où les Marsupiaux ont évolué sur place et sans la concurrence des Mammifères placentaires, qui n'avaient pas encore atteint ce continent. Ils se sont adaptés aux divers milieux, et ainsi se sont développées des formes parallèles à celles des Mammifères placentaires (loup marsupial, chat marsupial, musaraigne marsupiale, lapin marsupial, souris marsupiale, Marsupial volant, ruminant marsupial, etc.).

Ce type de radiation adaptative peut provoquer des phénomènes de convergence, c'est-à-dire des ressemblances. Il s'observe également chez les Lémuriens et les Insectivores histricomorphes de l'Amérique du Sud.

Extinction des espèces. Si la disparition des espèces s'effectue d'une façon permanente, elle semble toutefois plus marquée à certaines époques. Au Permien, l'extinction frappe plusieurs groupes, et au Trias naissent de nouveaux groupes; le Permo-Triasique marque une période critique. De même, du Crétacé au Tertiaire, se dessine un renouvellement des Tétrapodes marqué par le déclin des Reptiles et l'accroissement des Mammifères.

Les causes de ces extinctions demeurent assez obscures. Les accidents physiques, géologiques, tectoniques, interviennent à certaines périodes particulièrement perturbées : érection des chaînes montagneuses, formation de ponts entre des continents qui favorisent les échanges fauniques, ou apparition de détroits qui modifient l'environnement. Les périodes glaciaires et xérothermiques exercent aussi une profonde influence sur les distributions des êtres vivants. Une corrélation se manifeste entre les phénomènes physiques et les phénomènes biologiques qui en dérivent. Les modifications locales du milieu, les restrictions de nourriture entraînant une diminution de la fécondité, les épidémies, les parasites, les batailles compétitives exercent très probablement un rôle dans l'extinction des grands groupes. Les disparitions d'espèces s'expliquent plus facilement; de nombreux cas



Cl. Bibl. Muséum Paris - Sciences Progrès La Nature - N° 3348 - Avril 1964 - Dunod Éditeur

◀ *L'extinction d'une espèce semble toujours liée à une modification de l'environnement ; cependant, l'homme, souvent, accélère cette disparition comme c'est le cas pour la* rhytine de Steller *qui, découverte en 1742, s'est éteinte 27 ans plus tard.*

sont d'ailleurs connus à l'époque historique. L'homme, par ses chasses inconsidérées, le défrichement, l'introduction d'animaux nouveaux, accélère la disparition des espèces, principalement des Oiseaux des îles (dronte ou dodo gris de l'île Maurice, didide ou *Pezophaps* de l'île Rodriguez, le dinornis de Nouvelle-Zélande, l'æpyornis de Madagascar, le grand pingouin de l'Atlantique-Nord, le pigeon migrateur d'Amérique du Nord, le canard du Labrador, etc.). Parmi les Mammifères sauvages, se sont éteints à des dates connues : le chinchilla des Andes, deux Ongulés, l'hippotrague bleu et le couagga, la rhytine de Steller, les Édentés géants de Madagascar ; les phoques à fourrure, des Siréniens (dugong, lamantin), des Cétacés sont également menacés d'extinction.

En conclusion, l'extinction d'une espèce ou d'une catégorie taxinomique plus importante semble toujours liée à une modification de l'environnement, qui exigerait des organismes une adaptation qu'ils sont incapables de réaliser. La surspécialisation représente donc à cet égard un facteur essentiel de l'extinction. La naissance et la mort des grands groupes entraînent le remplacement, le relais, du groupe disparu par un autre. Ce phénomène général existe aussi bien chez les végétaux que chez les animaux, et les exemples en sont abondants.

L'évolution présente encore une modalité qui peut être qualifiée de loi ; il s'agit de la *loi de Dollo* (du nom du paléontologiste belge), ou *loi de l'irréversibilité régressive*. Cette loi générale avait déjà été pressentie par Edgar Quinet, qui écrivait : « La Nature ne retourne pas en arrière ; elle ne refait pas ce qu'elle a détruit ; elle ne revient pas au moule qu'elle a brisé. Dans le monde infini des combinaisons que l'avenir renferme, vous ne reverrez pas deux fois la même humanité, ni la même flore, ni la même faune. » Dollo (1893), paléontologiste belge, a développé cette loi. Lorsqu'un organe entre en régression, il ne fait pas retour en arrière. Par exemple, les Ongulés possédant un nombre réduit de doigts (3, 2, 1), descendent de formes ayant 4 ou 5 doigts, mais n'engendreront pas de types avec un nombre supérieur de doigts. L'homme ayant 5 doigts, tout Tétrapode appartenant à sa lignée en possède également 5. Les animaux qui retournent à un mode de vie analogue à celui des ancêtres posséderont des organes analogues, assumant les mêmes fonctions, mais ayant une origine différente. Des Reptiles (Ichtyosaures, Plésiosaures, Crocodiliens, Chéloniens, Sauriens) et des Mammifères (Pinnipèdes, Cétacés, Siréniens) ont fait retour à la vie aquatique ; chez aucun d'eux, les nageoires et l'appareil branchial des Poissons ne sont réapparus ; la nageoire caudale du Cétacé présente une structure différente de celle de la nageoire caudale du Poisson. Les Insectes terrestres respirent avec des trachées, et certaines larves aquatiques possèdent des trachées modifiées, les trachéo-branchies ; mais les branchies ne sont pas réapparues.

Les orthogenèses, c'est-à-dire les séries évolutives orientées aboutissant à un type d'organisation de plus en plus spécialisée dans un sens, certains caractères se compliquant et d'autres se simplifiant, sont de plus en plus discutées. Elles seraient même l'exception. Les orthogenèses classiques reposeraient sur des arguments erronés ou sur un choix inconscient et arbitraire de types qui ont fait croire à une orthogenèse. L'évolution n'est pas rectilinéaire, mais buissonnante. La phylogénie du cheval a été citée comme un exemple typique d'orthogenèse, et pourtant elle comprend au moins douze branches. En réalité, la pseudo-orthogenèse du cheval est une construction subjective traduisant une sorte de modalité moyenne et statistique de plusieurs lignées comprenant diverses orientations.

Les développements linéaires ne sont réellement observés que pendant de courtes, ou relativement courtes, périodes géologiques. Ainsi, les oursins du genre *Micraster*, dans la falaise de Margate (Angleterre), qui s'est édifiée dans une mer peu profonde et calme pendant le Crétacé, Turonien et Sénonien (3 à 4 millions d'années), ont subi une évolution qui porte sur la forme générale, l'ornementation du test et le déplacement de la bouche vers la périphérie. Ces fossiles forment une série continue ayant évolué lentement. Il en est de même pour les paludines de Slavonie et les planorbes de Steinheim, Gastéropodes des grands lacs d'eau douce du Pliocène.

La vitesse de l'évolution

Le phénomène de l'évolution est d'une extrême lenteur : un changement profond exige des millions d'années. Osborn estime que la réalisation de la troisième molaire des mastodontes triphodontes a nécessité 20 millions d'années ; chez l'ancêtre le plus ancien (Éocène), cette dent portait 7 tubercules ; chez le dernier représentant, elle en compte 37. Vingt millions d'années ont été nécessaires au développement de 30 tubercules, ce qui représente 660 000 années pour l'apparition d'un tubercule. Cette extrême lenteur donne l'illusion d'une stabilité. A l'échelle d'une vie humaine, on ne constate que l'apparition de mutations modifiant les organismes, mais sans exercer de transformations profondes.

Certaines évolutions paraissent plus rapides que d'autres. Le passage de la vie aquatique à la vie terrestre exige des transformations de longue durée ; elles se réalisent en plusieurs étapes. Les poumons se développent chez les Poissons Crossoptérygiens, qui possèdent encore des branchies. Les nageoires des Crossoptérygiens se

▶ *Le paléontologiste américain H. F. Osborn (1857-1935) spécialisé dans l'étude des Vertébrés fossiles, Reptiles et Mammifères principalement.*



transforment en pattes marcheuses chez les Stégocéphales, premiers Tétrapodes terrestres, temporaires. Chez *Eusthenopteron,* Crossoptérygien Rhipidistien (Dévonien, Permo-Carbonifère) à choane (communication nouvelle avec la cavité buccale), le squelette de la nageoire pectorale présente la disposition d'un bras avec un humérus massif, court, inséré sur un scapulo-coracoïde, un cubitus assez large, un radius allongé, une palette osseuse terminée par sept doigts; carpiens, métacarpiens et phalanges n'existent pas. La nageoire pelvienne, qui correspond au membre postérieur des Tétrapodes, se compose d'un fémur, d'un tibia et d'un péroné indépendants; les autres os sont encore mal connus. La ceinture pelvienne est déjà un vrai bassin. Les structures de la colonne vertébrale, des apophyses vertébrales et du crâne des Crossoptérygiens présentent des ressemblances qui annoncent les structures observées chez les premiers Tétrapodes. La disparition de la vie larvaire et le développement d'une peau imperméable sont indispensables pour abandonner définitivement la vie aquatique.

D'après Simpson, le taux de changement structural chez les chevaux correspondrait à un genre pour 7,5 millions d'années; chez les Ammonites, un genre demanderait 20 millions d'années. Dans la lignée cheval, l'évolution est donc plus rapide que dans la lignée Ammonite. Il semble que les groupes les plus élevés dans la hiérarchie organique, ceux qui apparaissent les derniers ou ceux qui sont proches de l'homme, évoluent beaucoup plus rapidement que les autres.

L'évolution est-elle terminée? Le point d'interrogation demeure. Le temps représente un paramètre essentiel de l'évolution. En raison de son extrême lenteur, nous ne pouvons observer les modifications évolutives. Cependant, le développement de l'homme, doté d'un psychisme particulièrement développé, ne risque-t-il pas de perturber l'évolution? L'homme modifie tous les facteurs de l'environnement, provoquant la disparition des faunes et des flores. Il cherche même à modifier sa propre espèce, voire à la détruire. L'homme tend à diriger l'évolution, qui échappe ainsi aux facteurs naturels au profit de facteurs biologiques et surtout sociaux.

Les théories explicatives

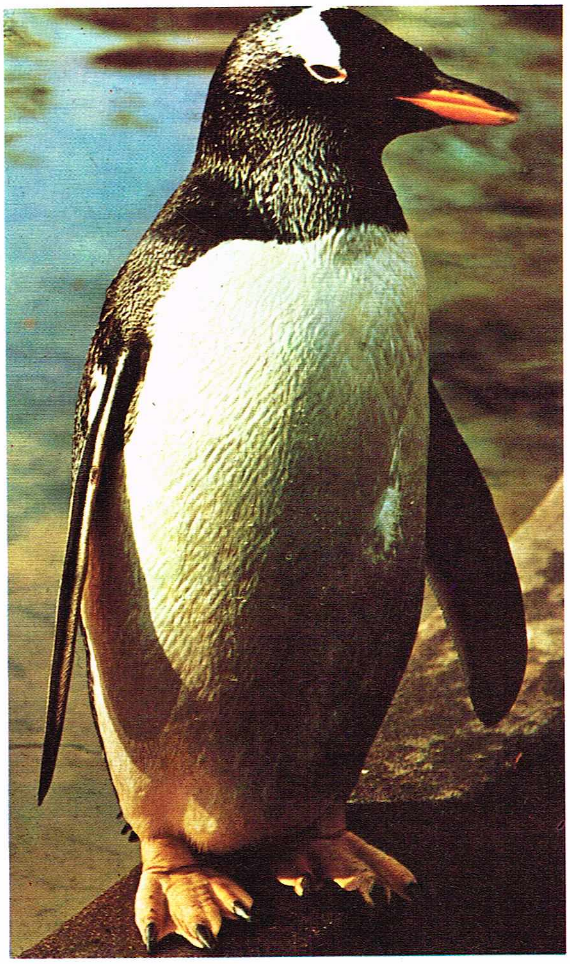
La vie est apparue il y a probablement trois milliards d'années et avec elle l'évolution, qui a donné naissance à plus de deux millions d'espèces. Des preuves variées établissent le fait de l'évolution qui s'exprime dans la phylogenèse; mais ses mécanismes sont encore bien mal connus. Diverses hypothèses plus ou moins satisfaisantes ont été proposées. Toute théorie explicative doit rendre compte de l'origine des espèces et de celle des autres catégories taxinomiques; mais elle doit surtout expliquer l'adaptation des organismes à leur milieu et celle des organes à leur fonction.

Qu'entend-on par adaptation? Etymologiquement, c'est un ajustement de l'organisme à toutes les conditions de l'environnement. L'adaptation éthologique caractérise un mode de vie : une nageoire, une queue aplatie, une palmure sont des caractères fréquents chez les aquatiques; les fouisseurs possèdent une patte d'un type spécial révélant immédiatement leur aptitude à fouir le sol. Cette adaptation éthologique se traduit également en termes statistiques car sa probabilité de liaison avec un mode de vie est grande, sans être absolue. Des aquatiques sont dépourvus de palmure, des fouisseurs de pattes spéciales; mais le nombre et l'importance des adaptations statistiques déterminent la plus ou moins bonne adaptation à un mode de vie; ainsi il existe des adap ations à la nage, à la plongée, au grimper, à la sécheresse, à l'obscurité, à la salure, à l'altitude, au froid, à l'humidité... Il en est de

▶ *L'adaptation éthologique caractérise un mode de vie; les pattes fouisseuses de la taupe (à gauche), les pattes palmées du manchot (à droite) révèlent pour la première son aptitude à fouir le sol et pour le second sa vie surtout aquatique.*



Bruce Coleman - J. Burton



S. Prato

même pour l'adaptation des organes à leur fonction ; elle conditionne un fonctionnement correct des divers appareils. L'évolution doit résoudre un paradoxe : « Accorder l'imprévisible au rationnel, l'inattendu à la finalisation, le hasard à l'adaptation. » Nous résumerons brièvement les hypothèses proposées.

Le lamarckisme

Jean-Baptiste de Monet de Lamarck (1744-1829), systématicien et philosophe de la nature, est le père de cette théorie. Chargé de classer des collections chaotiques (Insectes, coquilles, Vers, coraux) du Muséum d'histoire naturelle, il découvrit les difficultés que présente la séparation des espèces ; il estima que les espèces passaient de l'une à l'autre ; qu'elles n'ont pas été créées une à une, mais qu'elles descendent les unes des autres ; ainsi s'établit une série progressive des Infusoires aux Mammifères. L'espèce possède une stabilité temporaire et apparente, liée à celle du milieu : « A mesure que les circonstances d'habitation, d'exposition, de climat, de nourriture, d'habitude de vivre... viennent à changer, les caractères de taille, de forme, de proportion entre les parties, de couleur, de consistance, d'agilité et d'industrie pour les animaux, changent proportionnellement. » Les transformations de milieu entraînent des modifications des besoins ; les animaux acquièrent de nouvelles habitudes et, partant, de nouvelles actions s'accomplissent. Les mouvements différant, les organes exerçant un autre travail se fortifieront ou s'atrophieront. Pour Lamarck, « ce ne sont pas les organes d'un animal qui ont donné lieu à ses habitudes et à ses facultés particulières, mais ce sont au contraire ses habitudes, sa manière de vivre et les circonstances dans lesquelles se sont rencontrés les individus dont il provient, qui ont avec le temps constitué la forme de son corps, le nombre et l'état de ses organes, enfin les facultés dont il jouit ».

La succession des phénomènes se présente donc ainsi : un changement de circonstances provoque un changement des habitudes qui entraîne lui-même un changement des actes qui à son tour détermine un changement de forme. Lamarck cite de nombreux exemples qui illustrent sa théorie. La girafe broute les feuilles des arbres et s'efforce de les atteindre. De cette ancienne habitude pratiquée par tous les individus, il résulte un allongement des jambes antérieures et du cou permettant à l'animal d'atteindre des branches à six mètres de hauteur. Les Oiseaux aquatiques, attirés par l'eau où ils trouvent leur nourriture, écartent les doigts pour nager ; ainsi la peau acquiert l'habitude de s'étendre : ainsi se formera, par hérédité des effets de l'exercice répété pendant des générations successives, la palmure des Oiseaux aquatiques. Le même raisonnement s'applique à la girafe. Au contraire, l'Oiseau de rivage, afin d'éviter l'enfoncement dans la vase, cherche à étendre et à allonger ses pieds ; il devient un Échassier, apte à pêcher sans mouiller son corps ; son cou s'allonge à la suite d'efforts répétés. Les serpents rampent sur la terre et se cachent dans les anfractuosités ; leurs efforts répétés pour s'étirer et passer dans les fentes étroites induisent un allongement considérable du corps ; inutiles, les pattes ont disparu. Les variations sont adaptatives.

Deux règles essentielles définissent le lamarckisme :

— le besoin crée l'organe nécessaire ; l'usage le fortifie et l'accroît ; le non-usage l'atrophie et provoque sa disparition. La première partie de ce postulat est impensable : la fonction ne crée pas l'organe, pas plus que l'organe ne s'édifie en vue d'une fonction. La fonction se réalise dans l'organe tel qu'il est fait ;

— les caractères acquis sous l'influence des conditions de l'environnement se transmettent d'une génération à l'autre ; ils sont donc héréditaires.

Ces deux postulats suscitent deux remarques. La faculté d'auto-adaptation de l'individu est bien connue ; il est banal d'affirmer que l'usage fortifie un organe et que le non-usage a tendance à l'atrophier. Le rameur aux gros bras, le portefaix à gros dos, le cycliste aux gros mollets, l'athlète à la musculature puissante sont une réalité. Mais il est aussi vrai que le fils du rameur, du cycliste, du portefaix, de l'athlète ne possède pas, à la naissance, des bras, des mollets, une musculature différente de celle des autres enfants. Ces deux constatations caractérisent les critiques soulevées par les postulats du lamarckisme ; elles intéressent l'action du milieu et l'hérédité des caractères acquis par le soma.



A. Margiocco

◀ ***Pour Lamarck, c'est parce que l'Oiseau de rivage cherche à éviter l'enfoncement dans la vase qu'il devient, par allongement de ses pieds, un Échassier.***



C. de Klemm - Jacana

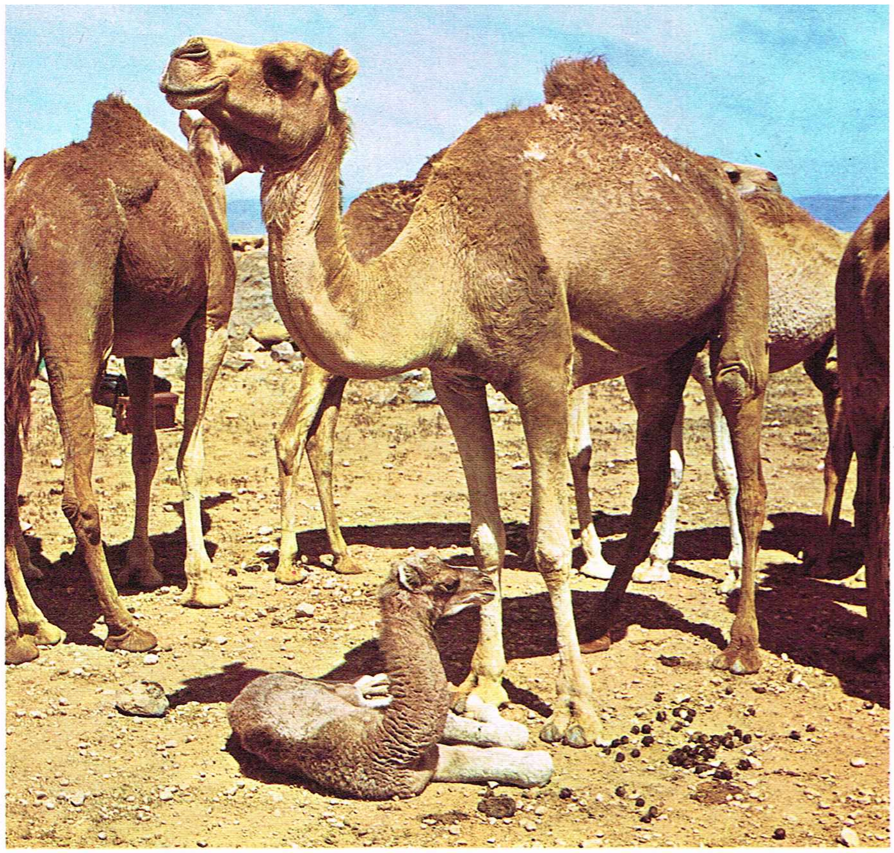
▲ ***L'action du milieu provoque des changements physiologiques, accompagnés parfois de modifications morphologiques ; ainsi un ajonc (ici,* Ulex europaeus *de Bretagne) élevé à l'ombre et à l'humidité porte moins de piquants que s'il se développait en plein soleil et dans un air sec.***

● *L'action du milieu.*

Elle est incontestable ; un changement de milieu provoque des changements physiologiques, accompagnés parfois de modifications morphologiques. Un ajonc *(Ulex europaeus)*, plante à piquants, élevé à l'ombre et à l'humidité, porte moins de piquants ; mais en plein soleil et dans un air sec, les piquants augmentent en nombre et en dimensions et favorisent ainsi une transpiration moins intense par diminution des surfaces foliaires. Les réponses adaptatives aux modifications des conditions du milieu sont également bien connues chez les animaux. En voici quelques exemples : la pigmentation cutanée, provoquée par l'exposition aux rayons ultraviolets, protège des brûlures ; la formation d'un cal à la suite de frictions évite l'ulcération de la peau ; la cicatrisation, l'hypertrophie compensatrice, la régénération constituent des réactions aux blessures. Ces diverses réponses favorables à l'organisme illustrent la régulation fonctionnelle, propriété générale du vivant. L'ablation d'un rein entraîne une hypertrophie du rein restant ; l'immobilité à la suite d'une fracture provoque une régression musculaire qui nécessite une rééducation plus ou moins longue. Conditionnées par les changements du milieu, ces modifications constituent les *accommodats* ou *morphoses ;* mais tous ne sont pas utiles et beaucoup d'entre eux semblent quelconques et dépourvus de valeur adaptative.

● *L'hérédité des caractères acquis par le soma.*

Lamarck n'a jamais cherché à expliquer comment les circonstances pouvaient agir sur l'hérédité ; il mentionne seulement des « fluides internes » qui opèrent sur « les parties souples » de l'animal. Il ne tient aucun compte des expériences (Haller, Bonnet) qui prouvent que les mutilations répétées à chaque génération ne produisent aucune modification morphologique. L'idée de l'hérédité des caractères acquis par le soma demeure liée à des superstitions variées. Les expériences de Weismann (1892) mettent en évidence que des organismes mutilés (souriceaux dont on coupe la queue) n'engendrent pas une descendance mutilée ; les accidents frappant les individus n'exercent pas d'action sur la descendance. Les réponses



S.F.A.

▲ ***Divers Mammifères, comme ces dromadaires (Camelus dromedarius) possèdent des callosités spécifiques en rapport avec des positions d'agenouillement.***

adaptatives aux variations de l'environnement, n'étant pas héréditaires, perdent toute valeur évolutive.

Et cependant si le lamarckisme était vrai, il fournirait une explication séduisante de quelques faits biologiques : l'architecture des os, les callosités héréditaires, la cécité des cavernicoles, la courbure abdominale des pagures (Crustacés à abdomen mou) vivant dans des coquilles, etc.

Les callosités. Pressions et frottements répétés épaississent et durcissent l'épiderme. Des callosités professionnelles sont bien connues : callosités des malléoles externes des tailleurs d'habits qui cousent les jambes croisées, callosités sur les doigts des coiffeurs tenant les ciseaux, callosités des violonistes, des écrivains, des graveurs, des riveteurs. Des bourses séreuses professionnelles se développent chez le chiffonnier, le fort des halles, le frotteur... Ces callosités individuelles se forment chez tout individu dont le travail exige une position particulière; elles ne sont en aucune façon héréditaires.

Or, divers Vertébrés (autruches, dromadaires, chèvres, phacochères, singes) possèdent des callosités spécifiques en rapport avec des positions d'accroupissement. Chez le phacochère, les callosités sont « préparées » avant la naissance, *in utero*, et progressent chez l'embryon, bien qu'aucun contact avec une surface dure ne s'effectue. Appartiennent-elles donc au patrimoine héréditaire et correspondent-elles à un caractère acquis par un ancêtre et qui se serait transmis à la descendance? La réponse est négative, bien que certains n'en soient pas profondément convaincus.

Cependant le lamarckisme ne fut pas pour autant liquidé; il connut un renouveau à la fin du XIXe et au début du XXe siècle au moins en France où Giard, E. Perrier, G. Bonnier, Le Dantec, Costantin, F. Houssay, notamment, furent les ardents défenseurs du néo-lamarckisme.

Le darwinisme

Ch. Darwin (1809-1882) partit à 22 ans comme naturaliste sur le *Beagle* qui explorait l'Amérique du Sud et certaines îles du Pacifique. Ce voyage exerça sur lui une profonde influence et contribua à bouleverser sa conception fixiste alors largement répandue. Darwin constata une substitution, du nord au sud, des espèces animales alliées, une parenté faunique entre les îles proches de l'Amérique du Sud et le continent lui-même, une grande variété dans la faune des diverses îles des Galapagos, des traits communs entre Mammifères Édentés actuellement vivants et les espèces fossiles découvertes dans les couches pampéennes.

Accumulés, tous ces faits rendaient caduque la perspective fixiste; ils témoignaient d'une évolution progressive des formes animales. Mais comment avait-elle pu s'effectuer ?

Dans *Essai sur le principe de population,* l'économiste Malthus montrait que la population s'accroît selon une progression géométrique et que les ressources alimentaires n'augmentent pas aussi rapidement; par ce déséquilibre, la conquête de nourriture engendre donc une lutte, la survie revenant à ceux qui présentent quelques avantages par rapport aux autres compétiteurs. Ainsi ont été formulées les idées de lutte pour la vie ainsi que de sélection naturelle.

Darwin édifia alors sa théorie. Les changements de milieu provoquent la variation des êtres vivants en agissant soit sur le corps, soit sur les cellules reproductrices. Il distingue des *variations définies* identiques chez tous les individus et des *variations indéfinies* qui diffèrent d'un individu à l'autre (variation individuelle). L'accroissement de la population entraîne une lutte pour l'existence *(« struggle for life »),* lutte pour se nourrir et pour occuper un territoire. Toute variation nuisible sera condamnée; les organismes porteurs de variations avantageuses subsisteront et les transmettront à leur descendance. Une sorte de tri, de sélection naturelle s'opère ainsi, qui conduit à la survivance du plus apte : « Cette loi de conservation ou de survivance du plus apte, je l'ai nommée sélection naturelle. » La fécondité constitue un des facteurs les plus favorables affectés par la sélection; une descendance abondante permet une fréquence plus élevée de variations sur lesquelles agira la sélection. Dans cette hypothèse, l'exemple de la girafe est ainsi interprété : pendant les périodes de disette, les girafes les plus grandes pouvaient brouter les feuilles sur les branches les plus hautes; la grande taille exerçait aussi une protection contre les carnassiers; les girafes les plus grandes étaient avantagées et survivaient; elles transmettaient leurs avantages à la descendance.

L'évolution résulte donc de l'association de deux facteurs, la variabilité et la concurrence, dont le jeu réciproque explique des phénomènes variés. En l'absence des deux facteurs, les espèces ne subissent aucun changement pendant de longues durées (lingule). Une variation faible et une concurrence élevée entraînent la disparition de l'espèce. Une grande variation et une grande concurrence favorisent l'évolution et la diversification des espèces. Les espèces à large distribution, formant des populations riches en individus, établies dans des biotopes différents, présentent des espèces naissantes capables d'occuper de nouveaux biotopes.

Plus tard, Darwin ajouta à sa théorie la notion de sélection sexuelle, car les femelles choisissent les mâles les plus beaux, les plus colorés, les plus vigoureux, si bien que ces qualités se transmettent aux descendants.

La théorie de Darwin connut un grand succès; sa logique fut pour beaucoup dans son retentissement; Th. Huxley (1825-1895) en Angleterre, E. Haeckel (1834-1919) en Allemagne propagèrent les idées darwiniennes. Cependant, *l'Origine des espèces* et plus encore *la Descendance de l'homme* suscitèrent de vives discussions.

Les ultradarwinistes, A. Weismann (1834-1914) et A.R. Wallace (1823-1913), notamment, portèrent à l'extrême les idées de Darwin. Ils réfutaient la conception lamarckienne de l'hérédité des caractères acquis et ne reconnaissaient que la sélection, qui est un facteur tout-puissant. Tout caractère, pour être soumis à la sélection, doit être utile. Wallace qui, en même temps que Darwin, avait mis en évidence le rôle de la sélection s'efforça de le démontrer; il n'hésita pas à outrer sa conception en donnant des exemples analogues à ceux de Bernardin de Saint-Pierre qui prétendait expliquer la nature par une finalité centrée sur l'homme. Pour Weismann, l'organisme des pluricellulaires se divise en deux parties, le soma et le germen, totalement indépendants. De ce fait exact, il fait un dogme aujourd'hui exagéré. Toute variation est provoquée par une cause interne située dans le germen, estime Weismann, et l'essence de l'hérédité réside dans la transmission d'une substance nucléaire, d'une structure moléculaire spécifique. Les changements affectant cette substance sont seuls capables de provoquer des modifications héréditaires. Les conceptions actuelles sur l'ADN, le code génétique, les synthèses des protéines confirment la non-hérédité des caractères acquis. Les modifications frappant le soma ne possèdent aucune valeur évolutive. Un dispositif nuisible est éliminé par la sélection, alors

que le dispositif inutile ne donnant plus prise à la sélection régressera et deviendra un organe rudimentaire. Weismann nomme *panmixie* cette cessation de sélection.

Darwinistes et ultradarwinistes expliquent ainsi la palmure des Oiseaux aquatiques. Les individus présentent entre eux de légères variations dans les replis cutanés entre les doigts; la mortalité des jeunes est assez élevée, surtout chez les mauvais nageurs, moins efficaces dans la fuite ou la capture des proies. La présence par hasard d'une variation avantageuse dans le dispositif natatoire favorisera la survie de l'organisme. Ainsi s'effectue, par la sélection, un tri des individus les plus aptes à la nage, tri qui, en se répétant de génération en génération, entraîne un progrès lent et continu dans la palmure des pattes chez les Oiseaux aquatiques.

Critiques du darwinisme

Darwin accorde une grande influence aux variations et ainsi reconnaît une hérédité des caractères acquis; mais seules les variations héréditaires, c'est-à-dire les mutations, présentent une valeur évolutive. Cette restriction enlève toute importance aux variations non héréditaires, les *somations,* de beaucoup les plus nombreuses. Il est de plus bien difficile d'évaluer un avantage, une utilité; en effet, favorable dans telles conditions, une adaptation peut devenir gênante dans telles autres : la palmure favorise la nage, mais elle rend difficile la marche sur un sol raboteux. La mort exerce-t-elle réellement un triage? Est-elle différenciatrice? Frappe-t-elle au hasard? Darwin admet, en 1844, une mort différenciatrice : « Moins d'un gramme dans la balance déterminera quels sont les individus qui vivront ou qui périront. » Il est bien évident que les œufs monstrueux, les embryons anormaux, les larves mal conformées, les jeunes et les adultes sérieusement handicapés disparaissent; mais tous les autres, ceux qui vivent, sont-ils les meilleurs, les plus forts? Le *« struggle for life »* ne donne-t-il pas une impression exagérée de lutte active? Dans la nature survivent des adultes porteurs d'anomalies, de malformations (Poissons à colonne vertébrale ondulée, sauterelles privées d'une ou de deux pattes sauteuses, Mammifères supportant des fractures mal réparées). Dans l'ensemble, les individus moyens se conservent par élimination des types extrêmes (infirmes, tarés) et aussi parce qu'ils sont les plus nombreux.

Pour Darwin, la sélection naturelle est analogue à la sélection artificielle pratiquée par l'homme afin d'obtenir une race porteuse de caractères souhaités. Ce que fait l'homme, « c'est choisir les variations que la nature produit et les accumuler dans la direction qui lui plaît... Il n'est aucune raison pour que les mêmes principes qui ont agi si efficacement à l'état domestique, n'agissent pas à l'état de nature ». La sélection naturelle comprend donc un choix, celui du plus apte, et une ségrégation, un isolement qui peut être géographique ou physiologique : « La sélection naturelle agit seulement en accumulant des variations successives légères et favorables, elle ne peut produire soudainement de grandes modifications, elle ne peut agir qu'à pas lents et courts. » La sélection exerce donc un rôle conservateur en maintenant les variations favorables; selon cette perspective elle n'est point créatrice; il est important de le préciser, nous le verrons ultérieurement.

Le mutationnisme

Au darwinisme orthodoxe avait donc succédé le néodarwinisme de Wallace et de Weismann. Vers 1900, une nouvelle théorie, le mutationnisme, était proposée par H. de Vries; elle se rapprochait d'un darwinisme n'admettant ni l'hérédité des caractères acquis, ni l'omnipotence de la sélection naturelle; en revanche, elle se fondait sur la génétique, ce qui lui conférait une base solide.

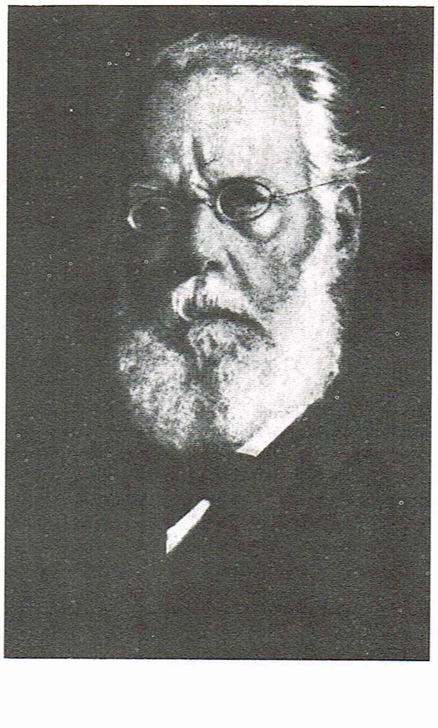
Au départ, cette théorie reposait sur une interprétation erronée de faits exacts. En cultivant une plante des dunes de Hollande d'origine inconnue, *Oenothera lamarckiana,* de Vries obtint des descendants différents auxquels il donna les noms de *gigas, lata, nanella,* estimant que c'était de nouvelles espèces nées brusquement par mutation. En réalité, il s'agissait d'un tout autre phénomène fort compliqué : *O. lamarckiana* est un polyhybride hétérozygote; lors de croisements, des disjonctions entre les divers caractères des hybrides se réalisent; les plantes obtenues correspondent à la réapparition de l'un des parents de l'hybride. De Vries remplaça la notion de variation continue de Lamarck et de Darwin par la notion de variation discontinue, la *mutation*, qui s'inscrit d'emblée dans le patrimoine héréditaire. La redécouverte des lois de Mendel (1900) apportait un solide soutien à la théorie. On comprenait enfin comment se transmettaient les caractères héréditaires; on savait obtenir par des croisements judicieux une qualité recherchée, ou éliminer un défaut chez des plantes ou des animaux.

Rejetant totalement l'hérédité des caractères acquis par le soma, le mutationnisme est en accord avec les ultradarwinistes; mais il reconnaît à la sélection un rôle beaucoup moins important, celui de conserver le type moyen.

Enfin l'hypothèse de la préadaptation, préconisée par L. Cuénot (1902), s'incorpore au mutationnisme; elle représente un aspect particulier de la sélection et correspond à « des caractères indifférents ou semi-utiles qui se montrent chez une espèce et qui sont susceptibles de devenir des adaptations évidentes si cette dernière adopte un nouvel habitat ou acquiert de nouvelles mœurs, changement rendu possible grâce précisément à l'existence de ces préadaptations ». Des perturbations brusques (hiver particulièrement rigoureux, été exceptionnellement sec, changement de salinité, multiplication anormale d'un parasite ou d'un prédateur) entraînent la mort d'un grand nombre d'organismes; les plus résistants, préadaptés aux conditions nouvelles, survivent; la mort est alors différenciatrice. La sélection agit sur les formes préadaptées et intéresse l'ensemble des caractères anatomiques, physiologiques, chromosomiques; il peut aussi apparaître un nouveau type, un *écotype* ou une race locale.

Une mutation désavantageuse dans un milieu peut devenir intéressante dans d'autres conditions. Le vent, par exemple, exerce une sélection sur les Insectes qui volent dans des stations particulièrement éventées, ainsi que le montre une simple expérience (L'Héritier, Neefs, Tessier). Des cultures comprenant des drosophiles normales ailées et des mutants *vestigial* incapables de voler sont exposées l'une au bord de la mer à Roscoff, l'autre dans une chambre. Dans ce dernier milieu, les drosophiles normales ailées, à plus grande fécondité et à plus grande longévité, se multiplient rapidement et se substituent au mutant *vestigial*. Au contraire, en plein vent, le type normal est entraîné et, partant, désavantagé; dépourvu d'ailes, le mutant résiste au vent et dès lors se multiplie. Cette notion de préadaptation a été adoptée par divers biologistes. Parfois elle a été déformée et détournée dans le sens d'une prédestination, interprétation totalement erronée : le préfixe *pré* marque seulement une antériorité, la préadaptation précède l'adaptation. Elle permet de comprendre comment un animal peut s'établir dans un milieu nouveau ou s'adapter à un autre mode de vie, et

▼ ***A gauche,* A. Weismann *(1834-1914) porta à l'extrême les idées de Darwin. A droite,* H. de Vries *proposa une nouvelle théorie, le* mutationnisme, *qui se rapprochait d'un darwinisme n'admettant ni l'hérédité des caractères acquis, ni l'omnipotence de la sélection naturelle.***







Marka

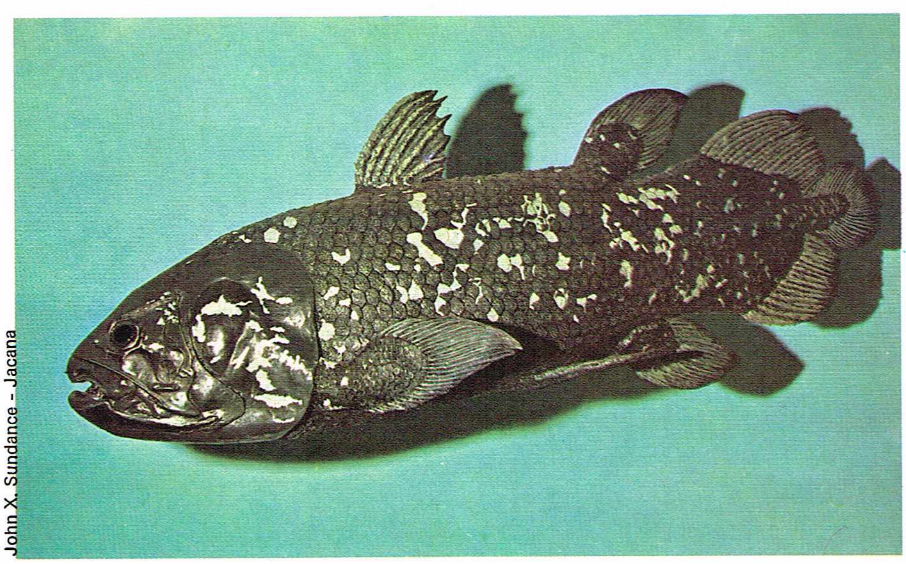
▲ *Un exemplaire de la race « Ayrshire », bovins sélectionnés pour leur production laitière.*

joue ainsi un rôle important dans le peuplement des places vides.

Ces places vides correspondent à un nouveau milieu, résultant de phénomènes cosmiques ou d'interventions humaines; une île émergeant des eaux à la suite d'un accident géologique, l'édification d'un barrage entraînant la formation d'un lac, le creusement d'un canal, de galeries de mines, l'incendie d'une forêt, la formation de mares salées à partir d'eaux résiduaires de salines constituent des places vides qui seront plus ou moins rapidement colonisées par la faune et la flore.

Le canal de Caen à la mer, creusé de 1844 à 1857, constitue une place vide dont le peuplement a été suivi et décrit. La faune compte une cinquantaine d'espèces euryhalines et cosmopolites; elles comprennent des espèces dulçaquicoles, saumâtres et marines. Une sorte de filtrage fonctionne pour les espèces environnantes; des espèces marines sont incapables de supporter l'eau saumâtre; les aquatiques ne pourront vivre sur la terre humide; seules les espèces préadaptées s'établissent dans le nouveau biotope. Le peuplement des places vides constitue peut-être un élément non négligeable de l'évolution. Un phénomène climatique d'importance (périodes glaciaires ou xérothermiques) ou tout autre phénomène physique assez général créent des niches écologiques nouvelles où pourront s'établir les espèces préadaptées. Elles se multiplieront, se différencieront et occuperont les diverses niches écologiques de l'habitat. Une expansion adaptative nette se manifeste dans les îles, les lacs et dans les biotopes isolés en général.

▼ *Le cœlacanthe* **(Latimeria chalumnae)**, *Poisson Crossoptérygien récemment découvert dans les eaux profondes des Comores. Ce fossile « vivant » appartient à un groupe florissant au Dévonien et que l'on croyait disparu depuis la fin du Crétacé.*



John X. Sundance - Jacana

Ainsi aux îles Hawaï, les Passereaux de la famille des Drépanidés présentent une expansion adaptative; la forme primitive, dotée du bec typique de l'ordre, se nourrissait d'Insectes capturés sur les troncs d'arbres; les diverses îles hébergent d'autres espèces, pourvues de becs aux formes variées qui correspondent aux régimes frugivore, granivore, nectarivore ou insectivore. Gastéropodes arboricoles ou terricoles, les achatinelles vivent aux îles Hawaï; plus de mille variétés ont été identifiées dans une seule de ces îles. Dans les lacs, des faits analogues s'observent chez les Poissons; le Tanganyika renferme plus de 156 espèces de Poissons dont 90 appartiennent aux Cichlidés et sont réparties en 36 genres.

Critiques du mutationnisme

Certains éléments du mutationnisme sont fondés : les mutations, leur transmission, la non-hérédité des caractères acquis, la préadaptation; cependant, il accorde une bien large part au hasard : la mutation et la découverte d'un nouveau milieu. La valeur évolutive des mutations semble assez réduite; elles sont surtout soustractives et rarement additives. Or l'évolution ne transforme pas seulement les caractères existants, mais elle doit innover et conditionner des structures, des architectures nouvelles.

Ces trois théories principales ont vieilli et sont devenues plus ou moins périmées; mais de chacune, il subsiste quelque chose. Le lamarckisme a annoncé l'évolution et l'action modificatrice du milieu sur l'individu; le darwinisme a révélé la concurrence vitale, la sélection naturelle, la sélection sexuelle, l'adaptation; le mutationnisme a mis en valeur la mutation, la non-hérédité des caractères acquis, la naissance d'espèces nouvelles. Vers les années 1920, aucune théorie scientifique de l'évolution n'était plus discutée. Des hypothèses souvent finalistes florissaient : le psycho-lamarckisme de Pauly (1905), l'entéléchie de Driesch, la conception organismique de von Bertalanfy (1928), l'holisme de Smuts (1916), la normogenèse de L.S. Berg (1922), l'ologenèse de Rosa (1909), l'aristogenèse d'Osborn... Elles suscitaient peu de réactions critiques : aujourd'hui, il n'en reste rien. L'explication de l'évolution était en quelque sorte au point mort.

La théorie synthétique

La redécouverte des lois de Mendel, les progrès de la génétique, l'application des méthodes statistiques à la biologie, l'abondance des fossiles récemment découverts, l'expérimentation sur les populations apportent une documentation qui permet de préciser quelques mécanismes responsables de l'évolution et de fonder une nouvelle théorie, la théorie synthétique de l'évolution.

Elle est considérée comme l'œuvre anonyme de toute une génération; une vingtaine de chercheurs, surtout des Anglo-Saxons (fort peu de Français), qui ne se connaissaient pas, mais qui étaient tous préoccupés par l'évolution et souhaitaient l'étudier théoriquement ou expérimentalement. Ils étaient persuadés « qu'il existait des forces responsables de l'évolution; elles ne pouvaient pas être d'une autre nature que celles qui agissent encore aujourd'hui et elles pouvaient par conséquent être décelées, puis étudiées par des méthodes scientifiques régulières ». Les plus ardents défenseurs de cette théorie furent les Américains G.G. Simpsom, E. Mayr et Th. Dobzhansky. Le Français G. Tessier et son école initièrent les biologistes français à cette nouvelle conception mal connue, mal comprise et souvent réfutée avec, peut-être, une absence d'impartialité.

La théorie se présente comme un néodarwinisme amendé (et non comme une « survivance attardée du néodarwinisme de jadis ») ou comme une synthèse du néodarwinisme et du mutationnisme. Un certain opportunisme (« tout ce qui est en puissance d'arriver arrive ») marque le cours de l'évolution plutôt que la réalisation d'un plan. Les mutations donnent les possibilités; la sélection sert de guide et détermine le chemin. Le facteur orientant de l'évolution est l'adaptation; le mécanisme de l'adaptation se trouve dans la sélection agissant sur la structure génétique des populations.

Actuellement, la tendance dominante considère que l'évolution intéresse les populations et non les individus; elle résulterait des interactions entre populations et environnement, celui-ci modifiant la composition géné-

tique des populations. Le milieu offre des possibilités, les populations doivent en profiter et s'adapter à elles.

● *Qu'est-ce qu'une population ?*

C'est l'ensemble des individus sympatriques (de la même patrie) vivant sur un territoire donné et capables de se reproduire par des croisements effectués au hasard (population panmictique). Ces individus possèdent en commun un « pool de gènes » renfermant toute l'information génétique. Une seule population, ou plusieurs populations locales communiquant entre elles, composent une espèce. Ces populations se définissent par leur dimension, leur densité, leur distribution spatiale, leur variation dans le temps, leur comportement, leur composition génétique, leur évolution. Cette évolution modifie leur composition génique, ce qui se traduit par l'apparition de nouveaux individus porteurs de caractères différents. Les populations naturelles sont extrêmement hétérogènes; l'hétérozygotie est intense, et de nombreux gènes létaux ou à action nocive sont maintenus à l'état hétérozygote.

● *Génétique des populations*

Elle présente une importance particulière; deux paramètres essentiels sont à retenir : la fréquence du génotype (fréquence des divers individus dans une population) et la fréquence des divers gènes (fréquence des allèles dans une population). Il est aisé de calculer la fréquence des génotypes et d'en déduire la fréquence génique. Des croisements mendéliens montrent que la fréquence génique ne change pas d'une génération à l'autre; un équilibre s'établit, qui est nommé *équilibre de Hardy-Weinberg* (d'après les noms des deux généticiens qui les premiers ont constaté ce fait). La loi de Hardy-Weinberg exprime que la fréquence génique dans une population est constante, à moins qu'un nouveau facteur n'intervienne et perturbe cet équilibre. Son exactitude mathématique définit une situation théorique qui exclut l'évolution. Mais l'intervention de divers facteurs rendra caduque cette loi et provoquera une certaine déviation qui se traduira par une évolution de la population.

Les principaux facteurs destructeurs de l'équilibre génique comprennent :

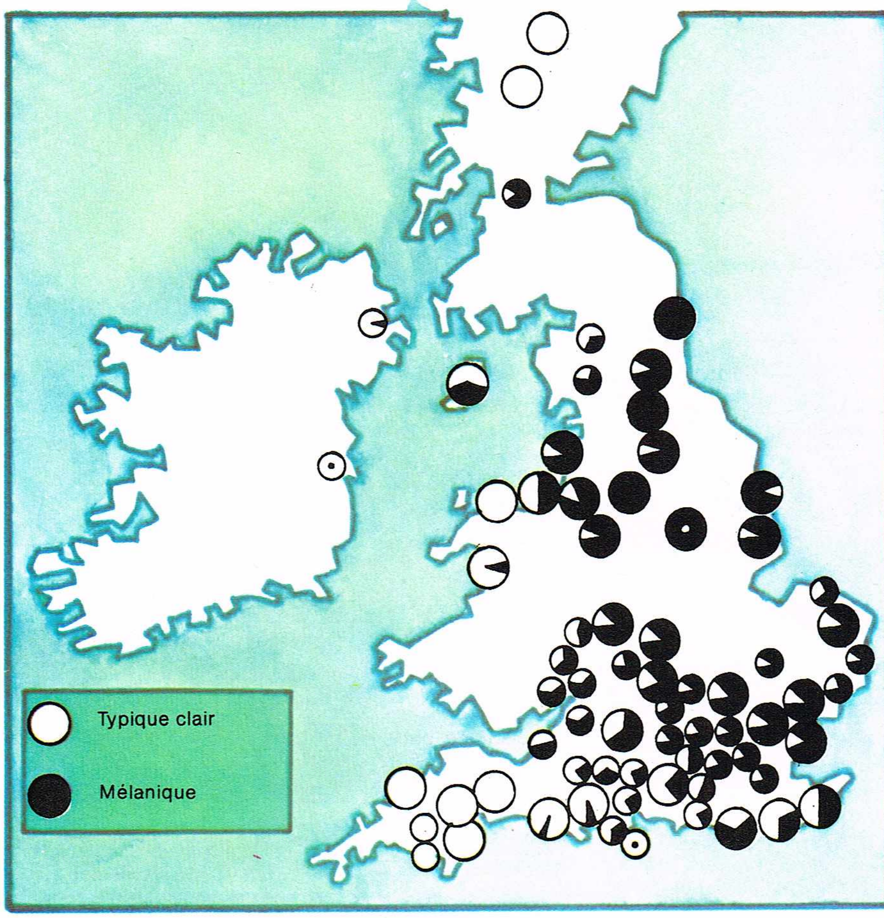
— *les croisements effectués selon un choix* et non au hasard (homogamie, consanguinité), qui entraînent un accroissement de la fréquence de certains allèles et une diminution de celle d'autres allèles;

— *l'apparition de mutations* qui sont des changements brusques de l'information génétique et d'emblée héréditaires. Un allèle subit une transformation en un autre allèle; elle détermine donc un changement de la fréquence génique;

— *la présence de migrations différentielles.* Certaines populations se modifient par l'arrivée ou le départ de migrants dont les fréquences géniques sont différentes de celles des populations dans lesquelles ils s'intègrent ou qu'ils abandonnent; ils provoquent alors une modification du « pool génique ». Les migrations et les mutations doivent induire des effets assez voisins;

— *les problèmes d'échantillonnage.* La loi de Hardy-Weinberg s'applique aux populations ayant des dimensions importantes, les problèmes d'échantillonnage sont alors négligeables. Mais ils se posent lorsque l'effectif de la population est relativement faible. Les échantillons de gamètes et de zygotes formés après la fécondation ont moins de chances d'être obtenus au hasard dans une petite population; il en résultera une modification génique de génération en génération, d'autant plus considérable que la population sera plus petite. De telles fluctuations constituent la *dérive génétique ;*

— *la sélection.* Aux quatre premiers facteurs s'en ajoute un cinquième, le plus important, la sélection. Dans une population, la sélection correspond à la reproduction différentielle des génotypes plutôt qu'à une survie différentielle. Cette conception de la sélection naturelle diffère de celle de Darwin. Plus complexe et plus nuancée, elle mesure moins le taux de « survivance du plus apte » que le « taux de remplacement », notion bien connue des démographes. Le succès reproductif d'un individu (ou valeur adaptative, ou valeur sélective) dépend de ses propriétés génétiques. Les divers génotypes manifestent une reproduction différentielle variable. Le génotype qui aura le plus grand nombre de gamètes présents dans les individus de la génération suivante aura une valeur adaptative égale à 1. Cette valeur adaptative n'a pas de rapport avec la fréquence du génotype; c'est le phénotype qui détermine la valeur adaptative. L'analyse mathématique démontre que les avantages sélectifs, même minimes, favorisent l'accumulation, dans les populations, des gènes responsables de ces avantages. De même, la propagation des gènes désavantageux est stoppée et ainsi se normalise le type moyen. Aucun génotype n'est meilleur qu'un autre; il l'est dans des conditions précises, d'autres le sont dans d'autres conditions. Relatives, les valeurs adaptatives ou sélectives sont fonction de l'environnement. La variation génique permet aux populations de se maintenir lors des modifications de l'environnement grâce aux transformations du « pool génique ». Trois facteurs contrôlent cette variation génique : mutations et migrations, sélection, protection par des processus cytophysiologiques et écologiques.



▲ ***Distribution géographique du papillon* Biston betularia, *montrant la fréquence des formes claires et des formes mélaniques dans les diverses régions de Grande-Bretagne. Noter l'accumulation des mélaniques dans les zones industrielles.***

● *Rôle de la sélection dans l'évolution des populations naturelles.* Quelques exemples récemment étudiés apportent des résultats intéressants.

— *Le mélanisme industriel.* Cet exemple, fort bien analysé, illustre le cas où le mutant, étant supérieur au type, se substitue à lui. La phalène du bouleau *(Biston betularia)*, papillon nocturne, vivait en Angleterre jusque vers 1850 sous sa forme blanche piquetée de noir qui donne une teinte grisaille, homochrome avec celle des Lichens qui couvrent les arbres où se posent les papillons. A partir de 1850, apparurent dans le Manchester des mutants sombres mélaniques dénommés *insularia* (avec encore un peu de blanc) et *carbonaria* (totalement sombres et fort visibles sur les Lichens blanchâtres). Les deux mutations sont indépendantes : *carbonaria* dépend d'un gène dominant; elle est plus vigoureuse et plus féconde que le type. Les mutants vivent sur les mêmes plantes que le type, se croisent avec lui et se substituent à lui. On connaît les dates d'apparition des mutants dans diverses régions d'Angleterre, de Hollande, de Belgique, du nord de la France (jusqu'à Paris), d'Allemagne... Il est indéniable que les mutants mélaniques apparaissent et se développent dans les régions industrielles; le centre de



C. Vidano

▲ *L'épandage abusif d'insecticides par les moyens modernes a des effets nocifs.*

dispersion coïncide avec une ville de « contrée noire » où sont concentrées des forges, des mines de charbon, des fabriques de munitions, des usines métallurgiques, etc. ; c'est pourquoi le phénomène se nomme *mélanisme industriel*. Les éléments de l'alimentation (comme les sels métalliques des fumées d'usines qui se déposent sur les plantes nourricières des chenilles) n'exercent pas d'influence. A son apparition, *carbonaria* était mangée parce que trop visible sur les troncs et ne se maintenait qu'en raison de la fréquence élevée de la mutation. Mais le développement industriel a profondément modifié le milieu (pollution de l'air, dépôt de suie sur la végétation) ; dans ce nouveau milieu assombri, le type clair n'était plus avantagé, alors que *carbonaria* l'était grandement. Le mutant *carbonaria* survit moins bien dans une région non polluée (en proportion de 17 %) et mieux dans une région polluée (10 %). Il y a cent ans, *carbonaria* représentait moins de 11 % de la population ; aujourd'hui, elle en forme les 99 %.

Comment s'effectue cette substitution ? Les expériences de Kettlewell et Tinbergen sont démonstratives. Ils lâchent dans une forêt non polluée un nombre égal de phalènes claires et sombres ; des Oiseaux variés ont mangé 164 mélaniques et seulement 26 clairs. Pour la même expérience répétée dans une forêt polluée près de Birmingham, le rapport est inverse : 15 mélaniques et 43 clairs sont mangés. Les papillons non homochromes avec leur substrat disparaissent davantage. Des expériences pratiquées avec des papillons lâchés et recapturés donnent des résultats analogues : dans une région polluée, 493 papillons noirs (78 % des papillons lâchés) ont été lâchés, 131 ont été recapturés (88 % des recapturés) ; 137 papillons clairs ont été lâchés (22 % des lâchés) et 18 ont été recapturés (12 % des recapturés). Le pourcentage des recapturés clairs est nettement inférieur à celui des lâchés ; ils ont été sélectivement mangés par les Oiseaux ; la constatation inverse s'applique aux mélaniques.

Le mélanisme industriel qui frappe plus de 50 espèces de papillons illustre comment la sélection joue en faveur des formes homochromes avec leur substrat. Des expériences plus récentes semblent indiquer qu'à la coloration sélective s'ajoute un caractère éthologique, les formes sombres se posant plutôt sur les fonds sombres et les formes claires sur les fonds clairs. La force sélective essentielle réside dans la prédation différentielle pratiquée par les Oiseaux.

▶ *Page ci-contre, en bas, représentation schématique des rapports entre la forme du bec et les modes d'alimentation chez 10 espèces de Géospizinés de l'île Indéfatigable (d'après Bowman).*

— *Résistance des Bactéries*

La résistance des Bactéries à divers antibiotiques est bien connue, tant en thérapeutique qu'au laboratoire. S'agit-il d'une adaptation à un milieu nouveau, ou bien une mutation a-t-elle produit des individus résistants qui se multiplient et engendrent des lignées résistantes ? La technique de la duplication sur velours, pratiquée au laboratoire, établit que la sélection intervient dans le développement des lignées résistantes : avant l'addition d'un antibiotique, une culture renferme des Bactéries résistantes à cet antibiotique ; celui-ci les sélectionne et favorise leur multiplication alors que les Bactéries sensibles disparaissent.

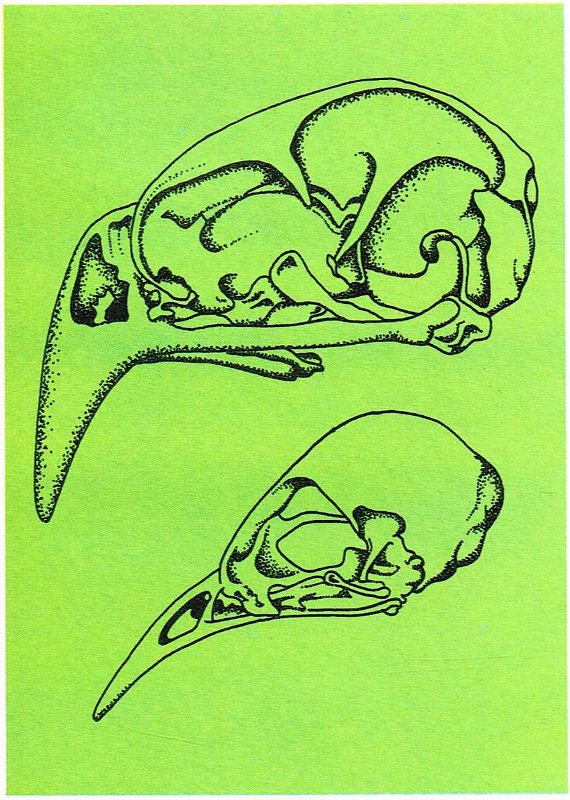
— *Résistance aux insecticides*

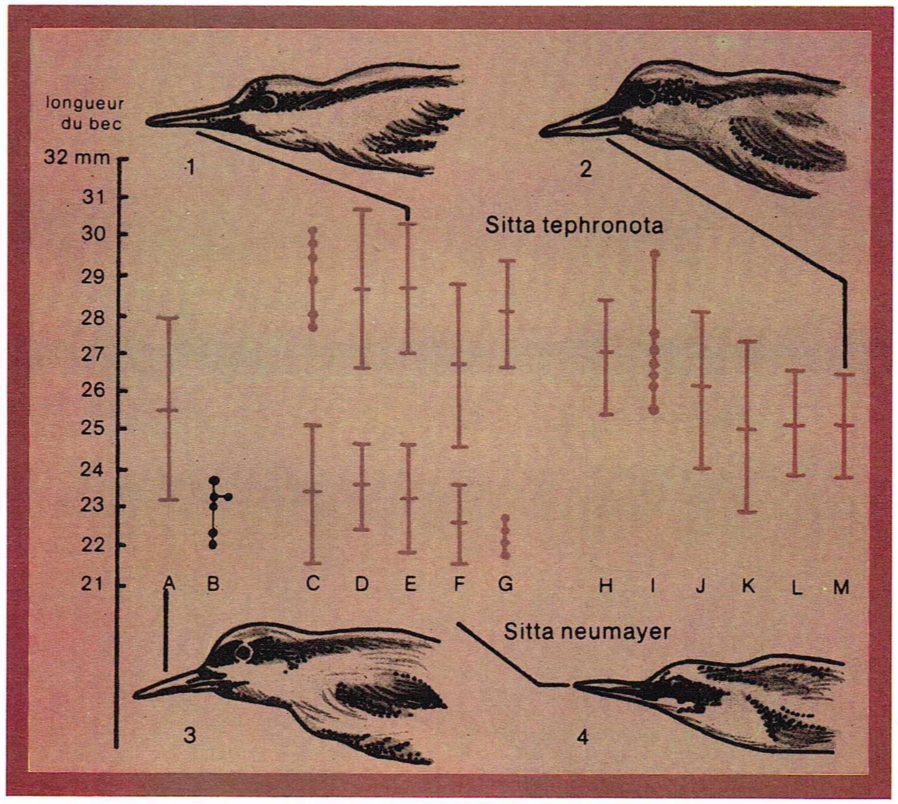
Les cas d'acquisition de résistance aux insecticides sont nombreux. L'action fort efficace du DDT sur le pou (1944), vecteur du typhus, a totalement cessé depuis 1957, date à laquelle le pou est devenu résistant au DDT dans le monde entier. Des résistances analogues caractérisent l'anophèle, vecteur du paludisme, ou des mouches responsables de dysenteries. Cette résistance des Insectes aux insecticides synthétiques pose un grave problème. A quel mécanisme répond-elle ? Le cas de drosophiles a montré expérimentalement que, de génération en génération, certaines populations peuvent résister à des concentrations croissantes de DDT. Cette résistance tient à l'action de gènes tantôt dominants, tantôt récessifs : elle a donc une origine génétique. Mais une sélection naturelle favorise la multiplication des individus préadaptés à une résistance aux insecticides.

— *Hémoglobinose S et paludisme*

L'hémoglobinose S résulte de la présence d'une hémoglobine S de structure anormale (dans la chaîne bêta, le sixième acide aminé, l'acide glutamique, est remplacé par de la valine). Les individus homozygotes dont les hématies ne possèdent que de l'hémoglobine S (hémoglobine S/hémoglobine S) souffrent d'une drépanocytanémie, ou anémie à drépanocytes, se manifestant par une anémie hémolytique avec une réticulocytose accrue. L'évolution plus ou moins lente de la maladie est toujours fatale. Chez les individus hétérozygotes, les hématies de formes anormales (drépanocytes) renferment de l'hémoglobine S (20 à 40 %) et de l'hémoglobine normale A (hémoglobine S/hémoglobine A). Cette drépanocytose ne présente aucun danger et ne modifie pas la durée de la vie. La fréquence du gène S régissant la présence de l'hémoglobine S présente une certaine stabilité ; puisque les homozygotes meurent, la fréquence de ce gène S devrait diminuer. Or il n'en est rien. Un mécanisme intervient donc : ou de nouvelles mutations maintiennent la fréquence du gène S ou les hétérozygotes (Hb S/Hb A) présentent un avantage sélectif sur les homozygotes à hémoglobine normale (Hb A/Hb A). La première hypothèse n'apporte pas de solution, le taux de mutation étant insuffisant. La deuxième hypothèse, en revanche, donne une solution : les homozygotes pour l'hémoglobine normale (Hb A/Hb A) meurent de la malaria ; les hétérozygotes (Hb S/Hb A) résistent à la malaria. L'hémoglobine S exerce donc une protection contre le paludisme à *Plasmodium falciferum ;* le paludisme endémique favorise donc le maintien des hétérozygotes, de telle sorte que la fréquence du gène S reste constante. Dans la zone intertropicale, le parallélisme entre les zones à forte endémicité du paludisme et à fréquence élevée d'hémoglobine S est frappant. Le paludisme constitue une facteur sélectif décisif pour la persistance du gène de l'hémoglobine S. Selon Ford, les rapports de l'hémoglobine S et du paludisme constituent un cas de *polymorphisme balancé* ou *équilibré*.

Tous ces exemples relativement simples montrent que la sélection naturelle favorise la survie de certains génotypes qui remplacent plus ou moins rapidement et totalement les génotypes moins bien adaptés. Dans des cas plus complexes (coloration voyante de quelques Poissons mâles, coloration d'avertissement de certains Insectes, mimétisme), interviennent diverses pressions de sélection qui réagissent les unes sur les autres et permettent ainsi l'adaptation des organismes à leurs milieux. L'apparition de nouveaux génotypes dans des populations devient ainsi compréhensible. Mais si les nouveaux organismes demeurent interféconds avec les autres, les échanges géniques ne sont pas exclus et, partant, les différences s'atténueront. Comment les nouveaux organismes pour-





▲ *A gauche, crânes de pinsons des Galapagos montrant les deux types extrêmes de différenciation : en haut,* **Geospiza magnirostris**; *en bas,* **Certhidea olivacea** *(d'après Bowman).*
A droite, schéma montrant la divergence des caractères morphologiques du bec et des stries du plumage de la tête chez deux espèces, **Sitta tephronota** *et* **Sitta neumayer**, *lorsqu'elles sont sympatriques (1 et 4), et au contraire leurs ressemblances lorsqu'elles sont réparties dans des zones distantes (2 et 3). Les aires A et B sont situées à l'ouest de la zone de chevauchement; C, D, E, F et G sont dans la zone de chevauchement; H, I, J, K, L et M sont à l'est de la zone de chevauchement (d'après Paul R. Ehrlich et Richard W Holm;* **The Process of Evolution**).

ront-ils s'isoler, afin que les échanges géniques deviennent impossibles, et former alors un autre groupe capable d'évoluer différemment? Se pose maintenant le problème de la naissance des espèces, c'est-à-dire celui de la spéciation.

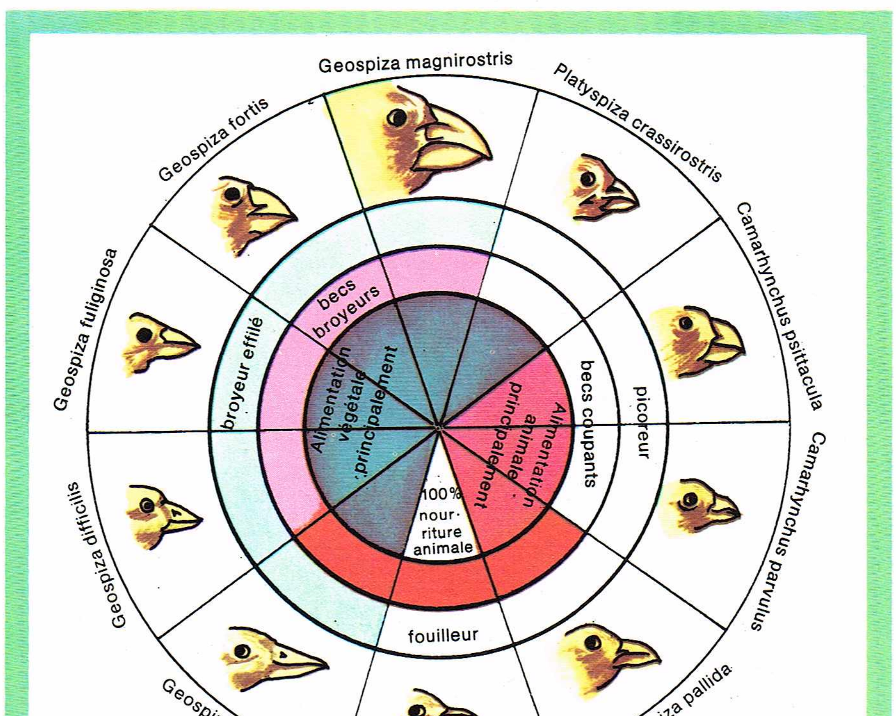
Espèce et spéciation

Sans développer ici les importantes notions d'espèce et de spéciation, nous n'en retiendrons que les aspects plus directement en rapport avec l'évolution.

L'espèce correspond à un groupe de populations naturelles, c'est-à-dire à une association caractéristique de gènes qui exerce un contrôle épigénétique. Polymorphe, l'espèce est capable de s'adapter à des conditions de milieu différentes, et par suite d'agrandir sa niche écologique; les diverses populations peuvent acquérir les gènes qui favoriseront de nouvelles adaptations et l'occupation de nouvelles zones écologiques. Le premier Oiseau ou le premier Amphibien a trouvé une nouvelle zone adaptative; ainsi furent déclenchées des spéciations correspondant à une radiation adaptative.

Entre deux espèces voisines dont les territoires se chevauchent, une compétition se manifeste, dont les conséquences sont variables. Une espèce supérieure élimine l'autre; chacune des espèces prédomine dans un domaine bien délimité et son expansion est inhibée soit par la compétition, soit par l'impossibilité écologique d'occuper un autre domaine. Deux espèces très proches peuvent alors cohabiter dans une zone de chevauchement géographique : une forte pression sélective sévira, qui conduira à la divergence d'un caractère. La sélection de caractères morphologiques détermine à son tour la différenciation écologique. Par exemple, les *Sitta* asiatiques, *Sitta tephronota* et *S. neumayer*, diffèrent par l'aspect de leur plumage et par la longueur du bec quand elles sont sympatriques. Dispersées dans des zones distantes, les deux espèces ne se distinguent pas. Ainsi, dans les aires sympatriques, une divergence de caractères se manifeste. Des faits analogues s'observent chez les fourmis, les Coléoptères, les crabes, les Poissons, les grenouilles.

La formation d'une espèce nouvelle exige que celle-ci soit isolée de la souche et des espèces voisines. L'aphorisme de Moritz Wagner (1813-1887) : « Sans isolement pas d'espèces », est exact. Les causes de l'isolement sont variées : isolement géographique, isolement par suite



ÉVOLUTION DES ÉQUIDÉS (D'APRÈS ARAMBOURG)

	Caractères	Amérique	Asie	Europe
Quaternaire	Membres monodactyles.	*Equus, Hippidus*	*Equus*	*Equus*
Pliocène supér.	Membres monodactyles ; dents hypsodontes.			
Pliocène infér.	Taille d'un poney ; dents hypsodontes ; doigts latéraux rudimentaires.	*Pliohippus*	*Hipparion*	*Hipparion*
Miocène supér.	Dents hypsodontes, cément abondant ; doigts latéraux réduits ; cubitus soudé au radius.	*Protohippus*	*Hipparion*	*Hipparion*
Miocène moyen	Dents moyennement hypsodontes, cément abondant ; doigts latéraux non fonctionnels ; cubitus et péroné non fonctionnels.	*Merychippus*	*Anchitherium*	
Miocène infér.	Molaires avec trace de cément, tubercules en croissant ; 2 doigts latéraux non fonctionnels.	*Parahippus*		*Anchitherium*
Oligocène supér.	Taille d'un tapir ; molaires brachyodontes à 2 tubercules externes en croissant ; 2 doigts, le médian prédominant ; cubitus et péroné développés.	*Miohippus*		
Oligocène moyen		*Mesohippus*		
Oligocène infér.	Taille d'un grand chien ; prémolaires semblables aux molaires à 6 tubercules disposés en crêtes obliques ; 3 doigts fonctionnels, vestige du 5e ; os de l'avant-bras séparés.	*Mesohippus*		
Éocène supér.	Les 2 premières prémolaires molarisées ; membres antérieurs tétradactyles avec prédominance du 3e et réduction du 5e doigt.	*Epihippus*		
Éocène moyen	Dents brachyodontes tuberculeuses ; dernière prémolaire molarisée ; membres antérieurs tétradactyles.	*Orohippus*		
Éocène infér.	Taille d'un renard ; dents brachyodontes tuberculeuses ; prémolaires différentes des molaires ; membres antérieurs tétradactyles ; membres postérieurs tridactyles ; cubitus et péroné bien distincts.	*Eohippus*		*Hyracotherium*

▲ *Tableau résumant les caractères, le mode d'alimentation et la fréquence des quatorze espèces de pinsons de Darwin qui vivent dans les diverses îles des Galapagos (d'après P.R. Ehrlich et R.W. Holm).*

d'une modification de comportement, isolement psychique, isolement par décalage des périodes de maturité sexuelle, isolement mécanique, isolement par incompatibilité cellulaire et obstacle à la réalisation des zygotes hybrides.

— *Les pinsons des Galapagos*. Les îles Galapagos abritent des Passereaux fort intéressants, de la sous-famille des Géospizinés (famille des Fringillidés). Bien connus sous le nom de pinsons de Darwin, ils ont fait l'objet de recherches récentes. Ils comptent 14 espèces réparties en 6 genres (voir tableau ci-dessus). Ils habitent les diverses îles des Galapagos, dont certaines sont particulièrement riches en espèces différentes ; d'autres en connaissent seulement une, deux ou trois. Ces Oiseaux diffèrent par leurs dimensions et la forme du bec, en rapport avec le régime — granivore à bec globuleux, frugivore et insectivore à bec mince, pointu, plus ou moins allongé — et non par les variations de plumage fort fréquentes chez les Oiseaux.

— L'exemple des *Larus* ou goélands mérite d'être cité. *Larus argentatus* et *Larus fuscus* vivent sur les côtes d'Europe occidentale. Elles se distinguent par la couleur du plumage et des pattes ainsi que par les mœurs : l'une se reproduit dans les landes et migre en hiver, l'autre adopte les falaises où elle nidifie. Elles ne se croisent pas, bien que vivant côte à côte. Mais si on se déplace sur un cercle qui tourne autour du pôle en passant par les côtes d'Amérique et d'Asie, on découvre une chaîne continue de goélands offrant des caractères intermédiaires ; l'isolement sexuel n'existe pas dans les zones de chevauchement. Le *fuscus* à dos noir et pattes jaunes des îles Britanniques passe au goéland à dos noir de Scandinavie, qui passe lui-même au goéland plus clair et à pattes couleur chair de Sibérie ; ce dernier conduit au goéland argenté américain qui ramène à l'*argentatus* britannique plus clair et à pattes rosées. Les deux espèces *argentatus* et *fuscus* sont les termes extrêmes d'une série de populations disséminées autour de l'océan Arctique et proviennent probablement des côtes de la mer de Behring. Ce sont des sous-races géographiques que l'on peut considérer comme des espèces naissantes. Si les phénomènes invoqués pour expliquer la différenciation génétique des populations locales interviennent assez longtemps et si les conditions sont favorables, ils conditionnent la formation d'espèces nouvelles. De nombreux exemples analogues ont été bien analysés.

L'étude détaillée des types d'isolement permet d'élaborer des théories compatibles avec les faits observés. Trois théories essentielles ont été proposées pour rendre compte de la naissance d'espèces nouvelles : une théorie géographique, éco- ou étho-allotropique, une théorie sympatrique et une théorie stasipatrique.

La première est proposée principalement par E. Mayr (1942, 1962). Un obstacle géologique ou géographique vient à interdire les échanges géniques entre populations jusqu'alors homogènes et occupant de vastes zones. La durée d'action de la barrière doit être suffisamment longue pour que deux populations puissent diverger. Ainsi apparaîtront de petites différences morphologiques et physiologiques auxquelles s'associera un obstacle intrinsèque qui supprimera toute interfécondité. Dès lors deux espèces seront en présence et elles persisteront même si l'obstacle extrinsèque disparaît. Les « pools géniques » des deux populations forment deux ensembles clos en équilibre. La compétition interviendra entre les deux espèces qui chercheront à accroître leur territoire ; une zone de chevauchement se dessine ; les espèces s'y maintiennent sans aucun croisement ou avec naissance d'hybrides (apparemment féconds) dans la zone de cohabitation.

Ainsi les fauvettes européennes *Hypolais polyglotta* et *H. icterina* fréquentent respectivement l'ouest et l'est d'une zone correspondant à l'extension glaciaire du Pléistocène ; la barrière n'existe plus mais les deux espèces, isolées avant le retrait des glaciers, persistent distinctement, toute hybridation étant impossible. Au contraire la corneille noire *(Corvus corone)* et la corneille mantelée *(C. cornix)* qui présentent une distribution analogue à celle des fauvettes, déterminée par le même phénomène glaciaire, produisent des hybrides dans la zone de chevauchement. La spéciation des corneilles n'a pas été aussi rapide que celle des fauvettes ; mais elle est assez avancée pour que les deux espèces se maintiennent et que le monotypisme ne réapparaisse pas.

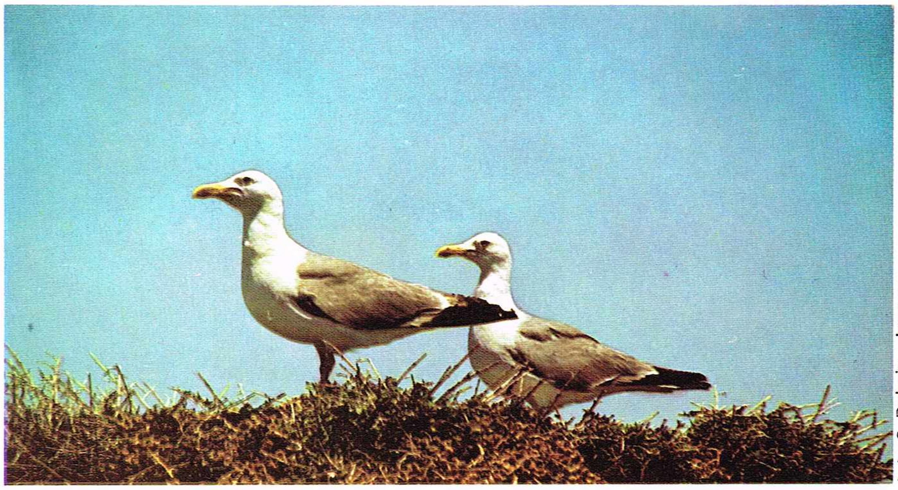
Selon la théorie sympatrique, des faits d'ordre écologique ou éthologique provoqueront un isolement génétique suffisant pour supprimer l'interfécondité et induire une spéciation.

La théorie stasipatrique, élaborée par M.J.D. White (1967), estime qu'une modification de structure chromosomique est susceptible de produire un isolement génétique. L'analyse concerne des Insectes Orthoptères.

Quel que soit le mécanisme, toute espèce nouvelle se forme avec une extrême lenteur, ainsi que semble le prouver la faible différenciation des Poissons des deux côtés de l'isthme de Panama. Par ailleurs, le mélanisme des Insectes dans les zones industrielles s'est effectué en moins d'un siècle. Dans une population qui peut ainsi être à l'origine d'un nouveau type, la sélection intervient sur les gènes, dont elle détermine la formation de nouvelles



Ziesler-Jacana



J.-L.-S. Dubois - Jacana



John X. Sundance - Jacana

combinaisons. La réorganisation du génotype, sorte de « révolution génétique », transforme un génotype préalablement établi.

Vraisemblablement, les Géospizinés des Galapagos descendent de quelques ancêtres Fringillidés qui ont atteint accidentellement les îles à partir du continent sud-américain. Peu nombreux, ils possédaient une part réduite du « pool génétique » parental. Agissant sur un ensemble génétique différent, la sélection se manifestait par des effets différents de ceux propres aux populations parentales. La diversité des sources alimentaires conditionnait la forme et la longueur des becs ; ces caractères favorisaient aussi la reconnaissance des Oiseaux lors de leur reproduction. Peu à peu, les pinsons atteignaient les diverses îles où se répétaient les causes et les résultats de la sélection. C'est un cas de spéciation *allopatrique* (allo : autre), puisque les deux populations qui s'isolent génétiquement sont séparées dans l'espace. La spéciation est dite sympatrique (sym : avec, ensemble) lorsque les deux populations qui s'isolent génétiquement vivent

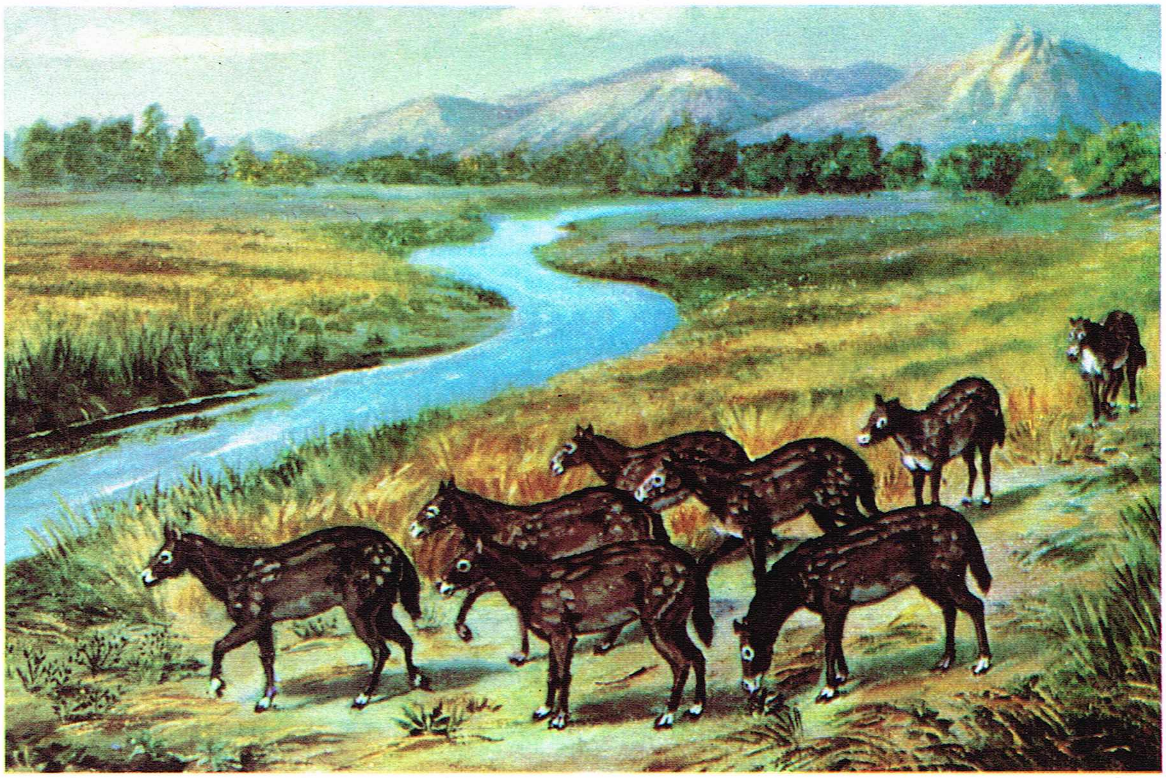
▲ ***Les deux espèces de goélands,* Larus argentatus, *en haut, et* Larus fuscus, *en bas, sont les termes extrêmes d'une série de populations disséminées autour de l'océan Arctique, et proviennent probablement des côtes de la mer de Behring.***



A. Visage - Jacana

◀ ***Les fauvettes européennes* Hypolais icterina, *en haut, à gauche, et* Hypolais polyglotta *ci-contre, fréquentent respectivement l'ouest et l'est d'une zone correspondant à l'extension glaciaire du Pléistocène ; la barrière n'existe plus, mais les deux espèces, isolées alors, persistent distinctivement aujourd'hui, toute hydridation étant impossible.***

▶ *Troupeau de* Mesohippus, *Équidés de l'Oligocène.*



Turtox

ensemble. On comprend donc comment une nouvelle espèce se forme à partir d'une « révolution génétique » qui réorganise un génotype antérieurement équilibré. Les populations périphériques isolées ont le plus de chance de subir ce processus. Les individus d'une espèce possèdent un lien de continuité, et ils se séparent des individus d'une autre espèce par une discontinuité fondamentale. Plus les complexes géniques nouveaux seront fréquents, plus les probabilités seront grandes que l'un d'entre eux permette la réalisation d'un progrès évolutif. Dans cette perspective, la multiplication des espèces est un préalable nécessaire à la diversification évolutive.

Toute espèce naissante est une expérience écologique puisqu'elle doit occuper une niche nouvelle, ce qui nécessite une subdivision de la zone adaptative groupant l'ensemble des niches des formes parentes.

L'espèce est aussi une expérience biologique ; il est impossible de prévoir, lorsqu'une nouvelle espèce pénètre dans une nouvelle niche, si cette dernière constituera une autre grande zone adaptative. Les espèces dotées de complexes géniques harmonieux représentent les unités de l'évolution, et la spéciation ou formation des espèces favorise la radiation adaptative et la diversification évolutive.

Après avoir analysé les divers éléments de la théorie synthétique, voyons comment elle se présente dans son ensemble.

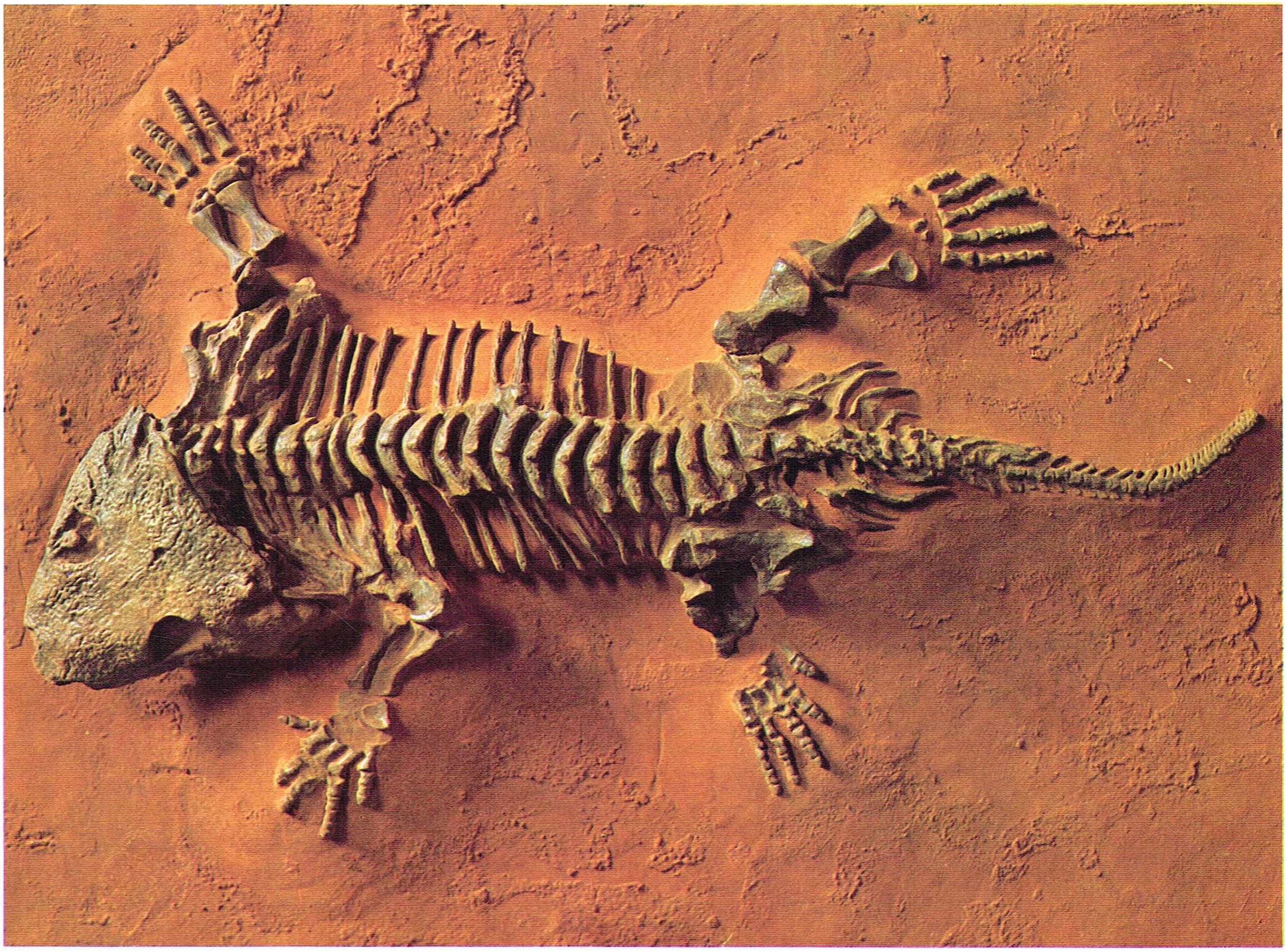
Elle est « l'extrapolation » rapportée à toutes les époques géologiques, et à tous les éléments des mécanismes de transformation observée dans la génétique des populations. Le caractère essentiel de l'évolution est « l'opportunisme » : tout ce qui est en puissance d'arriver, arrive. Le milieu offre des possibilités et les organismes doivent en profiter, c'est-à-dire être capables de s'y adapter. Les systèmes génétiques des populations et les mutations représentent le matériau évolutif ; les croisements, la fréquence des mutations, la sélection édifient de nouvelles combinaisons génétiques favorisant les transformations évolutives. La sélection qui affecte la fréquence des gènes réalise de nouveaux systèmes génétiques ; son rôle moteur ne se limite plus à « une canalisation dans un sens restrictif mais il est également créateur en faisant naître une progression dans un sens défini ». Par son phénotype, l'individu exprime les interactions de son génome ; la sélection « module » la probabilité de dissémination de son génome dans les générations suivantes. L'action complexe de la sélection naturelle emprunte plusieurs formes : élimination des « mauvais gènes » effectuée par une sélection normalisatrice, maintien des allèles à leur locus, œuvre d'une *sélection équilibrée* ou *stabilisatrice,* modifications évolutives accomplies par une *sélection directionnelle*. La sélection naturelle est une sorte de lien entre le « pool génique » et l'environnement. Dobzhansky la compare à un servomécanisme dans un système cybernétique composé des espèces et du milieu.

L'évolution est une évolution dirigée tendant à accorder le fonctionnement de chaque être avec le milieu dans lequel il vit. Toute transformation évolutive comporte une interaction de deux phénomènes statistiques, le hasard (apparition des mutations) et la sélection (elle oriente le choix des génotypes qui présideront à la naissance de la génération suivante). Le hasard est source de désordre alors que la sélection qui guide conditionne l'ordre.

La sélection agissant sur de petites populations isolées provoque le passage rapide d'une population en déséquilibre vers une population ayant acquis un nouvel équilibre différent de l'équilibre primitif. C'est une évolution quantique dont le déroulement comporte trois phases : — une phase inadaptative, la population perd son équilibre ; — une phase préadaptative, une intense pression de sélection entraîne la population vers un nouvel équilibre ; — une phase adaptative marquée par la réalisation de l'équilibre.

La préadaptation est nécessaire, elle comprend des caractères qui étaient inadaptatifs ou non adaptatifs dans les conditions où ils sont apparus.

Simpson explique ainsi l'évolution des chevaux qui intéresse la taille, l'hypsodontie ou accroissement de la hauteur des dents jugales par rapport aux dimensions horizontales, le dessin des couronnes dentaires, la structure du pied. A l'Éocène, les ancêtres des chevaux fréquentaient les forêts et consommaient des feuilles. De nouveaux caractères se manifestaient ; l'accroissement de la couronne dentaire était une préadaptation à l'hypsodontie, caractère d'un consommateur d'herbe ; la réduction du nombre des doigts était une préadaptation à la course ; les dents hypsodontes plus larges exigeaient un élargissement de la face. Nantis de ces préadaptations, les mutants gagnèrent la savane herbeuse. Ils étaient devenus imparfaitement adaptés à la consommation des feuilles ou de l'herbe ; mais ils étaient préadaptés à brouter l'herbe. Les populations les plus hypsodontes consommèrent plus d'herbe et évoluèrent assez rapidement vers le régime herbivore. Les préadaptations se transforment en postadaptations et le nouvel équilibre s'édifie.



G. Leonardi - G. Pinna

▲ *Un Reptile Tétrapode du Permien (Texas, U.S.A.) :* **Seymouria babylonensis ;** *cet animal marque le passage entre les Amphibiens et les Reptiles.*

Critiques de la théorie synthétique

La théorie synthétique de l'évolution est une construction originale, reposant sur des faits solides et présentant des aspects positifs ; les mutations, la génétique des populations, la sélection jouent un rôle plus ou moins important.

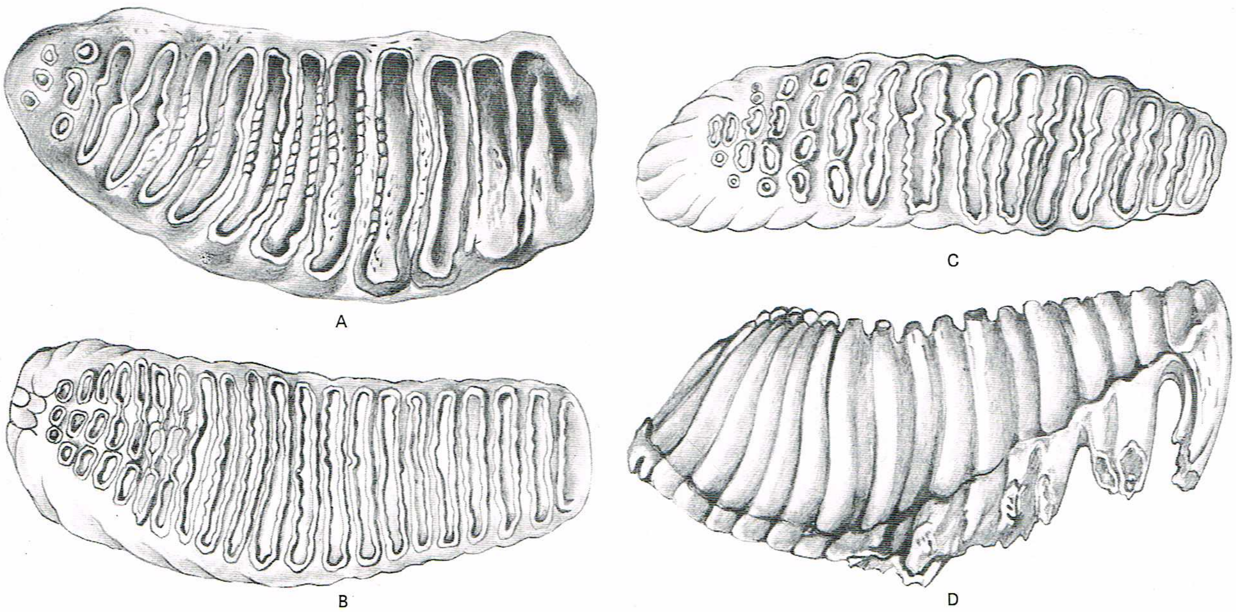
La spéciation ou naissance des espèces a reçu à ce jour des réponses satisfaisantes. Mais une théorie de l'évolution ne doit pas seulement expliquer la formation des espèces. Les mécanismes qui ont présidé à la naissance des petites catégories taxinomiques (espèce, genre, famille) peuvent-ils expliquer aussi l'origine des grandes catégories taxinomiques (classes, embranchements) ? Est-il justifié de considérer une micro-évolution et une macro-évolution ? Ou la macro-évolution n'est-elle qu'un agrandissement des phénomènes qui se passent dans les espèces et les populations ? Les partisans de la théorie synthétique estiment que des facteurs génétiques et sélectifs commandent la micro- et la macro-évolution. Au contraire, d'autres biologistes, Goldschmidt, Schindewolf, Cuénot, Cannon, Brien, considèrent que les mécanismes de la spéciation propres à une micro-évolution progressive ne sauraient expliquer la macro-évolution, parce qu'elle présente des discontinuités fondamentales ; cette dernière exige des saltations responsables de l'apparition de types nouveaux.

L'espèce est une catégorie taxinomique naturelle qui peut être définie de façon précise. En est-il de même des catégories supérieures ? Toute tentative de classification comporte une part d'arbitraire ; pour établir une classification naturelle, il faudrait connaître la phylogenèse des espèces, c'est-à-dire leurs liens de parenté, leurs affinités. Les diverses catégories n'existent réellement qu'à partir des espèces qui les composent. Chaque espèce représente un genre naissant, pourrait-on dire, et chaque genre correspond à une nouvelle famille naissante... Une population allopatrique grandement différenciée est considérée comme un genre ; si elle n'est pas très différenciée, le systématicien en fait une sous-espèce. Les catégories systématiques offrent un caractère utilitaire incontestable ; leurs limites se précisent au fur et à mesure que s'approfondit la connaissance des espèces.

Tout comme une espèce, la classe se réalise par addition de caractères nouveaux présentant une importance beaucoup plus grande que ceux qui différencient les espèces. Cette nouvelle organisation conditionne une tendance adaptative caractérisée. En somme, il est difficile de donner une définition rigoureuse aux catégories supraspécifiques. Les coupures paraissent moins discutables lorsque beaucoup de lignées sont éteintes ; mais elles deviennent d'autant plus confuses que les groupes renferment d'abondants fossiles. Il est difficile de séparer les Amphibiens des Reptiles et les Reptiles des Mammifères en raison de l'abondance des fossiles et de la présence de types intermédiaires.

Ainsi, il paraît logique de penser que les processus évolutifs qui donnent naissance aux espèces et aux classes sont les mêmes ; il n'y a donc pas lieu d'imaginer des mécanismes différents pour la micro- et la macro-évolution. En raison de l'homogénéité des Gnathostomes, on peut admettre que la micro-évolution rend compte de leur évolution et même de celle des Vertébrés (Agnathes et Gnathostomes), comme le présuppose leur unité anatomique.

Par ailleurs, les catégories taxinomiques supérieures (classes, embranchements) sont trop « complètement développées » pour éclairer leur origine, tandis que les catégories taxinomiques les plus simples, particulièrement l'espèce, fournissent des indications précieuses. Les



I.G.D.A.

▲ *Molaires fossiles de quelques Proboscidiens : A,* **Elephas meridionalis,** *du Pliocène supérieur ; B,* **Elephas primigenii,** *de la faune froide du Quaternaire moyen ; C et D,* **Elephas antiquus,** *de la faune chaude du Quaternaire moyen (dent en vues occlusale et latérale) [d'après Denizot].*

espèces très différenciées sont des catégories supérieures potentielles.

L'espèce représente donc une unité d'évolution. « Tout taxon supérieur est né en définitive sous la forme d'une population locale d'une espèce. » On pourrait même poser que l'unité qui évolue, c'est la population, dans laquelle s'effectuent tous les échanges et recombinaisons de l'ensemble génétique formé par la totalité des génomes individuels.

Mais les mutations conditionnent-elles toute la microévolution ? Comment a pu s'effectuer l'acquisition progressive des cuspides, puis des lamelles des dents des Proboscidiens ? La même question se pose pour tous les organes compliqués dont l'organisation nécessite de multiples corrélations. Actuellement, les mutations géniques ne paraissent pas coordonnées, peut-être en raison de la stabilité du matériel. La genèse des corrélations et des coordinations si fréquentes chez les organismes vivants peut-elle se développer comme des effets pléiotropiques ? Des conditions nouvelles seraient-elles intervenues, formation de gènes nouveaux, incorporation de virus dans un génome ? Existait-il des mécanismes totalement inconnus que nous n'imaginons même pas ?

Pour être objectif, il faut reconnaître que l'on conçoit assez mal la formation des types d'organisation présentant une grande discontinuité ou celle des organes fort complexes. Personne, jusqu'à présent, n'a formulé d'hypothèses vraiment satisfaisantes. Simpson, grand mammalogiste, a appliqué la théorie synthétique de l'évolution aux Mammifères surtout, dont les populations abondantes sont soumises à la génétique des populations. La question de la durée du développement des grands groupes est un facteur dont l'action est totalement inconnue et aucune expérimentation n'est possible. Le facteur temps restera toujours une inconnue.

En biologie, les mathématiques sont souvent l'objet de réprobation et de scandale ; aussi certains regrettent que la théorie synthétique repose sur des bases mathématiques : génétique des populations, coefficient de sélection, pression de sélection, vitesse de l'évolution, dont les estimations ne peuvent être rigoureuses. Beaucoup n'accordent pas une grande confiance à ces calculs.

Des divergences se manifestent également quant à la sélection et à son rôle. Pour les tenants de la théorie synthétique, la sélection est à la fois conservatrice et novatrice. Pour les autres, la sélection n'exerce qu'un effet conservateur ; elle filtre, conserve les mutations favorables, mais elle n'est pas créatrice. La théorie synthétique accorde une large place à la spéciation qui serait le point de départ de l'évolution. Cette conception n'est pas adoptée par tous ; ceux-là estiment que la spéciation accompagne l'évolution mais qu'elle ne se confond pas avec elle ; elle intéresse des détails superficiels et non l'organisation fondamentale. Les espèces primitives sont peu fréquentes ; elles augmentent dans les groupes plus évolués. L'évolution correspond à une typogenèse ; elle a des limites tandis que la spéciation se poursuit sans arrêt.

En conclusion, il faut reconnaître que bien des points d'interrogation subsistent ; il serait exagéré de dire que tous les mécanismes évolutifs sont bien analysés et bien compris, que l'évolution, phénomène aléatoire, se déroule selon un schéma qui ne laisse rien dans l'obscurité. La théorie synthétique est une théorie cohérente, rationnelle, qui a dépassé le vitalisme et le finalisme ; pour elle, l'évolution est inéluctable, elle n'a ni but ni souci d'un mieux-être quelconque. Mais n'est-ce pas rétrécir l'image de l'évolution que de la considérer comme « une gigantesque expérience de génétique évolutive » ?

BIBLIOGRAPHIE

BOESIGER E., *Studies in the Philosophy of Biology,* New York, 1974. - BRIEN P., *Propos d'un zoologiste. Le Vivant, Épigenèse, Évolution épigénétique,* Bruxelles, 1974. - CUÉNOT L. et TÉTRY A., *l'Évolution biologique,* Paris, 1951. - DEVILLERS Ch., *Introduction à l'étude systématique des Vertébrés,* Paris, 1973. - DOBZHANSKY Th., *Genetics of Evolutionary Process,* New York, 1970. - EHRLICH P.R. et HOLM R.W., *Evolution,* Biocore Unit XXII, New York, 1974. - GOLDSCHMIDT R.B., *The Material Basis of Evolution,* New Haven, 1940. - GRASSÉ P.P., *l'Évolution du vivant,* Paris, 1973. - JACOB F., *la Logique du vivant,* Paris, 1970. - JACQUARD A., *Génétique des populations humaines,* Paris, 1974. - LEHMANN J.P., *les Preuves paléontologiques de l'évolution,* Paris, 1973. - MAYR E., *Populations, Espèces et Évolution,* Paris, 1974. - MONOD J., *le Hasard et la Nécessité,* Paris, 1970. - ROSTAND J. et TÉTRY A., *la Vie,* Paris, 1968. - SIMPSON G.G., *The Meaning of Evolution. A Study of the History of Life and of Its Significance for Man,* Londres, 1950. *The Major Features of Evolution,* New York, 1953. *La Géographie de l'évolution,* Paris, 1969. - TESSIER G., « Transformisme d'aujourd'hui », *Année biologique,* Paris, 1962. - WALLACE B., *Génétique des populations,* Paris, 1974. - WINTREBERT P., *le Vivant créateur de son évolution,* Paris, 1962.

J.-L. Heim

L'HOMME ET L'ÉVOLUTION HUMAINE

L'*anthropologie* (du grec *anthropos :* Homme, et *logos :* discours) est l'histoire naturelle de l'Homme. Elle étudie l'Homme au sein du règne animal en mettant en évidence ses différences et ses analogies avec les Primates, dont l'étude constitue la *primatologie,* branche de la zoologie et de l'anatomie comparée.

L'anthropologie étudie l'Homme parmi ses semblables ; elle s'efforce d'en traduire les variations (morphologie, ostéologie, sérologie, physiologie) et d'établir les modalités de la transmission de ses caractères de génération en génération (génétique). Elle fait appel aux interactions sociales (ethnologie et sociologie) ainsi qu'aux rapports entre l'Homme et son environnement (écologie), qui peuvent influer plus ou moins profondément sur ses caractères spécifiques. L'ensemble des données recueillies par l'étude comparative des Hommes fait l'objet d'*analyses statistiques*.

Enfin, l'anthropologie s'intéresse à l'Homme fossile (paléontologie humaine) et fait appel aux données de la stratigraphie, de la minéralogie, de la pédologie (étude des sols), de la palynologie (étude des pollens) et de la paléontologie animale et végétale.

Il s'agit donc d'une science pluridisciplinaire qui fait intervenir toutes les sciences biologiques et les sciences de la Terre. Aussi est-elle différenciée actuellement en de nombreuses spécialités permettant une analyse exhaustive de notre espèce.

L'Homme et le règne animal

La place exacte que l'Homme occupe parmi les êtres vivants n'a pas été définie *a priori.* Sa recherche a subi l'influence profonde de l'évolution des idées qui a marqué l'histoire des grands courants de la pensée religieuse, philosophique et biologique.

Être suprême, isolé pour les philosophes des temps modernes de toutes les autres formes vivantes par sa spiritualité et par la perfection de son organisation corporelle, l'Homme trouva peu à peu sa place au sein du règne animal. Il devint alors un « animal raisonnable » et fut classé dès 1758 dans l'ordre des Primates (Linné). Depuis Aristote, la ressemblance anatomique entre l'Homme et les grands singes avait attiré l'attention des observateurs. Ainsi Buffon écrivait : « L'espèce du Singe pourrait être prise pour une variété de l'espèce humaine ; le Créateur n'a pas voulu faire pour le corps de l'Homme un modèle différent de celui de l'animal. » L'insertion de l'Homme à côté des singes entraîna les plus vives réactions des hommes de science, encore tout imprégnés des principes religieux et des idées traditionnelles de l'Antiquité et du Moyen Age. Aussi, à la suite de Blumenbach (1791) et de Cuvier, l'Homme fut rangé dans l'ordre des Bimanes par opposition aux Quadrumanes, qui regroupaient tous les autres Primates. D'autres classifications furent proposées : elles tendaient toutes à élever l'Homme au-dessus de l'animalité, en l'individualisant dans une sous-classe (Owen, 1866), dans une classe (Carus, 1818), dans un embranchement distinct de tous les autres Vertébrés (Zencker, 1828) et même dans un règne humain (Geoffroy Saint-Hilaire, 1842 ; Quatrefages, 1887).

L'évolutionnisme devait profondément modifier les préjugés concernant la situation de l'Homme dans le règne animal. Avec l'*Origine des espèces* (1859) et *Descent of Man* (1871), Darwin apportait un argument supplémentaire à la signification zoologique de l'Homme : « L'Homme a une structure extrêmement voisine de celle des grands singes, il a donc avec eux une parenté réelle, il descend de quelqu'un de ceux-ci. » Cette idée trouvait un appui favorable dans les découvertes paléontologiques effectuées peu avant et qui n'avaient pu, malgré leur intérêt certain, franchir les barrières de l'incrédulité des autorités scientifiques. Les travaux de Haeckel en Allemagne rejoignirent vite les thèses de Darwin. Huxley, en Angleterre, montrait que les grands singes offrent davantage d'affinités avec l'Homme qu'avec les autres formes de Primates. Les progrès de l'anatomie comparée, de la physiologie, de l'embryologie et la découverte de la génétique devaient définitivement confirmer la place zoologique de l'Homme dans la classe des Mammifères et, plus particulièrement, dans l'ordre des Primates. Malgré leurs différences et leurs variations individuelles et géographiques, les Hommes actuels offrent un ensemble de traits anatomiques, physiologiques et éthologiques communs justifiant leur groupement au sein d'une même famille, les *Hominidés,* et sous l'appellation d'un même genre et d'une seule espèce, *Homo sapiens.* Cette communauté de structure est corroborée par l'existence d'un comportement psychique qui, malgré ses variantes culturelles, religieuses, éthiques, politiques ou climatiques, demeure profondément constant. Enfin, le groupement de tous les Hommes dans la même entité spécifique se confirme par leur interfécondité, qui s'exprime non seulement par la production d'hybrides fertiles, source de combinaisons infinies de gènes (métissage), mais également par la différenciation de formes intermédiaires dont l'existence semble confirmer l'origine commune de



F. Arborio Mella

▲ ***Portrait de Geoffroy Saint-Hilaire (1772-1844), qui proposa en 1842 la création d'un règne humain pour individualiser l'Homme par rapport aux animaux.***

▼ ***Trois exemples de types humains actuels : à gauche, un homme de Bali (race jaune) ; au milieu, une femme Djerma du Niger (race noire) ; à droite, un Berbère du Maroc (race blanche).***



J.-L. Heim



J.-L. Heim





J.-L. Heim

▲ *L'Homme est capable d'imposer des transformations à son environnement, mais elles ne sont pas toujours favorables à ce dernier : ainsi en est-il du déboisement, accéléré, ici, par le surpâturage (plaine de Talak au Niger).*

▶ *Page ci-contre, tableau donnant la classification, le nombre et la répartition des Primates Prosimiens actuels et fossiles.*

l'humanité. La définition zoologique de l'espèce humaine répond par conséquent aux règles générales de la systématique des êtres vivants. Si son polymorphisme est sous la dépendance des facteurs les plus divers, il demeure toutefois dans les limites de différences intraspécifiques. Conformément à la grande majorité des Primates, l'espèce humaine est *polytypique*.

Limité à l'Ancien Monde jusqu'à la fin du Pléistocène, l'Homme s'est répandu sur presque toute la surface du globe. Par son intelligence et son langage, par son pouvoir d'abstraction et son esprit inventif, par son habileté manuelle et ses techniques, il a pu parfaitement s'intégrer à son milieu. Son aptitude à créer des conditions artificielles de survie, grâce à ses vêtements, à ses habitations et aux transformations qu'il est capable d'imposer à son environnement par la domestication et l'agriculture, lui a permis de s'adapter à toutes les latitudes et à tous les biotopes, contrairement aux autres Mammifères. En ce sens, l'Homme est un « animal particulier ». Il ne subit pas seulement la nature, il la façonne et la modèle selon ses propres besoins dans la mesure du possible. Il n'est plus entièrement soumis aux aléas d'une évolution irrémédiable. La possibilité pour les individus de choisir leurs conjoints en fonction des exigences du groupe ou suivant leurs tendances personnelles, l'aptitude de l'espèce à modifier largement les processus de sélection naturelle par la médecine, la chirurgie ou la contraception, enfin, sa répartition démographique en fonction de ses nécessités vitales permettent d'envisager la possibilité d'un contrôle volontaire et raisonné de l'avenir génétique de l'Homme.

Les Primates et l'espèce humaine

A l'inverse des concepts anciens qui plaçaient l'Homme au-dessus de tous les êtres vivants, il convient de le définir au sein de l'ordre des Primates, dont il constitue un genre (et une espèce), qui, malgré son individualité biologique, psychique ou sociale, ne peut en aucune façon en être séparée. Il existe en effet chez tous les Primates, l'Homme compris, de nombreux traits communs qui apparaissent avec d'autant plus d'évidence que les individus sont plus jeunes et les espèces chronologiquement et morphologiquement plus proches de leur souche ancestrale. Le fonds « primate » dont nous sommes profondément imprégnés constitue la base sur laquelle s'est édifiée l'*anthropogenèse* de l'Homme actuel. Aussi la connaissance des Primates doit-elle constituer véritablement la première définition biologique de l'Homme.

L'anatomie comparée des Vertébrés actuels et fossiles fait apparaître une complication et un perfectionnement croissants du système nerveux et notamment de l'encéphale, qui atteint son plus haut degré d'achèvement chez les Primates et plus particulièrement chez les Hominidés. Cette tendance à la cérébralisation, qui se traduit par l'augmentation volumétrique du crâne cérébral comparativement au crâne facial, est perceptible dans toute la classe des Mammifères par rapport aux Amphibiens ou aux Reptiles. Certains groupes mammaliens dont la cérébralisation est particulièrement nette présentent même des spécialisations poussées du crâne, des membres et de la denture.

Chez les Primates, la cérébralisation s'associe à une adaptation particulière de l'appareil locomoteur à la fonction de préhension concomitante de l'arboricolisme. Ce mode de vie fait appel à des structures squelettiques, sensorielles, nerveuses et musculaires autorisant une véritable spécialisation; celle-ci n'a pu apparaître qu'à partir d'une architecture corporelle conservant un certain nombre de dispositions primitives.

L'arboricolisme impose, en premier lieu, le maintien de la structure pentadactyle fondamentale de l'autopode (pied et main) et l'opposabilité du pouce et du gros orteil par rapport aux autres doigts. Il exige l'indépendance des os de l'avant-bras (radius et cubitus) et de la jambe (tibia et péroné), dont la mobilité doit permettre des mouvements de pronation et supination suffisamment amples pour faciliter la fonction de préhension des extrémités des membres. La clavicule, toujours présente, assure les mouvements de latéralité (adduction et abduction) du membre antérieur; grâce à ses connexions avec l'omoplate, le tronc et le bras, elle diminue l'effort de tension des muscles au cours de la progression dans les branches.

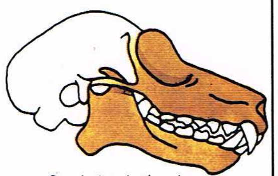
En outre, l'arboricolisme a favorisé un certain redressement corporel s'accompagnant du raccourcissement progressif du tronc, de l'élargissement du thorax et de la disposition particulière des viscères.

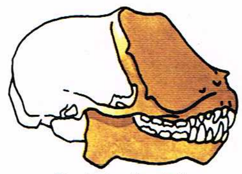
La fonction de préhension induite par la vie arboricole a pour effet d'augmenter les connexions neuro-sensorielles et neuro-motrices entre l'appareil locomoteur et le cerveau. Les extrémités digitales s'élargissent devant la prolifération du nombre des terminaisons sensorielles, qui assurent un rôle capital dans l'exploration et la perception du milieu environnant. L'ongle remplace la griffe. La surface de projection de la main sur l'aire corticale correspondante du néopallium s'étend considérablement par rapport à celle des autres Mammifères et contribue, de ce fait, à l'augmentation proportionnelle du nombre des neurones ainsi qu'à la céphalisation.

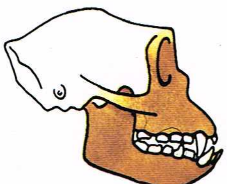
Les dispositions primitives du crâne des Primates intéressent différemment plusieurs caractères anatomiques du

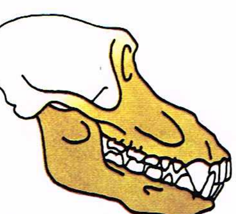
Sous-ordre	Infra-ordre (ou Super-famille)	Famille	Sous-famille	Genres actuels Genres fossiles *	Espèces actuelles	Distribution et âge géologique
INSECTIVORES OU PRIMATES selon les caractères considérés (et les auteurs)	TUPAIOIDEA (TUPAIIFORMES) [tendent à être classés avec les Insectivores]	TUPAIIDAE	Tupainae	Tupaia Tana Anathana Dendrogale Urogale	30 6 3 3 everetti	Forêts tropicales d'Asie et d'Indonésie Indonésie Indes Indochine, Bornéo Philippines
INSECTIVORES OU PRIMATES selon les caractères considérés (et les auteurs)	TUPAIOIDEA (TUPAIIFORMES)	TUPAIIDAE	Ptilocercinae	Ptilocercus	lowii	Bornéo, Sumatra et Sud de la Malaisie
INSECTIVORES OU PRIMATES selon les caractères considérés (et les auteurs)	TUPAIOIDEA (TUPAIIFORMES)	TUPAIIDAE	* Anagalinae	* Anagale		Oligocène inférieur de Mongolie
PROSIMIENS	LEMUROIDEA (LEMURIFORMES)	LEMURIDAE	Lemurinae	Lemur (Maki) Hapalemur Lepilemur Mixocebus	5 2 mustelinus	Comores et Madagascar
PROSIMIENS	LEMUROIDEA (LEMURIFORMES)	LEMURIDAE	Chirogalinae	Chirogalus Microcebus Allocebus Phaner	2 2 4 ex. connus furcifer	Madagascar
PROSIMIENS	LEMUROIDEA (LEMURIFORMES)	LEMURIDAE	* Adapinae	* Protoadapis * Adapis * Pronycticebus * Caenopithecus * Anchomomys * Gesneropithex * Lantianus		Éocène inférieur, moyen et supérieur d'Europe Éocène supérieur d'Asie
PROSIMIENS	LEMUROIDEA (LEMURIFORMES)	LEMURIDAE	* Notharctinae	* Notharctus * Pelycodus * Cantius * Smilodectes * Telmatolestes		Éocène inférieur et moyen d'Amérique du Nord et Éocène inférieur d'Europe
PROSIMIENS	LEMUROIDEA (LEMURIFORMES)	LEMURIDAE	* Archaeolemurinae	* Hadropithecus * Archaeolemur		Pléistocène récent de Madagascar
PROSIMIENS	LEMUROIDEA (LEMURIFORMES)	LEMURIDAE	* Megaladapinae	* Megaladapis		
PROSIMIENS	LEMURIFORMES	INDRIDAE		Indri Avahi Propithecus	indri laniger 2	Madagascar
PROSIMIENS	LEMURIFORMES	INDRIDAE		* Palaeopropithecus * Mesopropithecus * Neopropithecus * Archaeoindris		Pléistocène de Madagascar (sub-fossiles)
PROSIMIENS	LORISOIDEA (LORISIFORMES)	LORISIDAE	Lorisinae	Perodicticus Arctocebus Nycticebus Loris * Indraloris * Propotto	potto calabarensis 2	Afrique occidentale, Nigéria Cameroun, Asie du Sud-Est, Ceylan, Inde du Sud Pliocène de l'Inde Miocène du Kenya
PROSIMIENS	LORISOIDEA (LORISIFORMES)	LORISIDAE	Galaginae	Galago	6	Afrique
PROSIMIENS	LORISOIDEA (LORISIFORMES)	LORISIDAE	?	* Progalago * Mieuoticus * Komba		Miocène du Kenya
PROSIMIENS	DAUBENTONOIDEA (DAUBENTONIFORMES)	DAUBENTONIDAE		Daubentonia * Daubentonia	madagascarensis	Madagascar Forme sub-fossile
PROSIMIENS	TARSIOIDEA (TARSIIFORMES)	TARSIIDAE	Tarsiinae	Tarsius	3	Sud-Est asiatique
PROSIMIENS	TARSIOIDEA (TARSIIFORMES)	TARSIIDAE	* Microchoerinae	* Microchoerus * Necrolemur * Pseudoloris * Agerina * Nannopithex		Éocène moyen et supérieur d'Europe
PROSIMIENS	* OMOMYOIDEA	* PAROMOMYIDAE	* Purgatoninae	* Purgatorius * Palaechton * Plesiolestes * Palaenochta		Crétacé supérieur, Paléocène, Paléocène moyen (Amérique du Nord)
PROSIMIENS	* OMOMYOIDEA	* PAROMOMYIDAE	* Paromomyinae	* Paromomys * Phenacolemur		Paléocène et Éocène d'Amérique du Nord)
PROSIMIENS	* OMOMYOIDEA	* OMOMYIDAE		* Teilhardina * Periconodon		Éocène inférieur et moyen d'Europe
PROSIMIENS	* OMOMYOIDEA	* OMOMYIDAE		* Hoanghonius * Lushius		Éocène supérieur d'Asie
PROSIMIENS	* OMOMYOIDEA	* OMOMYIDAE		* Omomys * Macrotarsius * Hemiacodon * Arisella Etc.		Miocène inférieur d'Amérique du Nord
PROSIMIENS	* OMOMYOIDEA	* OMOMYIDAE		* Rooneyia		Oligocène inférieur du Texas
PROSIMIENS	* OMOMYOIDEA	* ANAPTOMORPHIDAE		* Anaptomorphus * Tetonius * Tetonoides * Trogolemur Etc.		Éocène inférieur et moyen d'Amérique du Nord
PROSIMIENS	* OMOMYOIDEA	* PLESIADAPIDAE		* Plesiadapis * Pronothodectes * Chiromyoides * Platychoerops		Paléocène moyen, Éocène inférieur d'Amérique du Nord et d'Europe
PROSIMIENS	* OMOMYOIDEA	* PICRODONTIDAE		* Picrodus * Zanycteris		Paléocène moyen et supérieur d'Amérique du Nord
PROSIMIENS	* OMOMYOIDEA	* CARPOLESTIDAE	* Carpolestinae	* Carpolestes * Carpodaptes * Elphidotarsius		Paléocène moyen et supérieur d'Amérique du Nord
PROSIMIENS	* OMOMYOIDEA	* CARPOLESTIDAE	* Saxonellinae	* Saxonella		Paléocène supérieur d'Europe

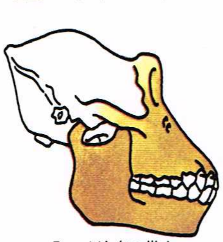
* : Formes fossiles.

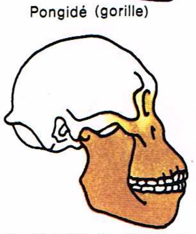

Prosimien (galago)

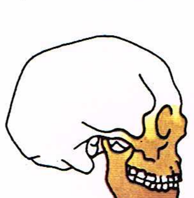

Prosimien (tarsier)


Catarhinien (macaque)


Catarhinien (babouin)


Pongidé (gorille)


Australopithécidé (A. africanus)


Homo sapiens

☐ Crâne cérébral

■ Crâne facial

Richard Colin

squelette céphalique. On peut citer, à titre d'exemple, les rapports de l'aile du sphénoïde et de l'os pariétal, qui illustrent chez l'Homme et les singes Anthropoïdes le maintien d'une connexion présente chez les Placentaires primitifs. Il en est de même pour la structure cartilagineuse archaïque du crâne, pour de nombreux traits relatifs à la denture ainsi que pour la perforation inconstante de la voûte palatine, qui évoque chez certains Prosimiens la disposition observée chez les Marsupiaux.

Les principales modifications du crâne des Primates par rapport à celui des autres Mammifères reposent sur les conséquences de l'accroissement du volume du cerveau par rapport à celui de l'ensemble du corps. Cet accroissement cérébral est lié autant à l'arboricolisme qu'à la tendance au maintien d'une certaine structure infantile. Il s'exprime par le *coefficient de céphalisation* (rapport du poids cérébral au poids du corps), lequel augmente fortement des Mammifères Placentaires aux Primates pour atteindre sa valeur la plus forte dans l'espèce humaine. A l'augmentation du coefficient de céphalisation se superpose un développement psychique indiscutable.

Souris	0,07
Lémurs	0,28
Simiens	0,40-0,50
Anthropoïdes	1,14-0,75
Hommes	2,82

Le cerveau des Primates est caractérisé par l'hypertrophie et le plissement du néopallium (cortex des hémisphères cérébraux) aux dépens du rhinencéphale (cerveau primitif correspondant aux lobes olfactifs) et par l'operculisation progressive de sa partie centrale. L'augmentation du volume cérébral et la réduction concomitante de la face (rapport mis en évidence par l'indice cranio-facial de J.-L. Heim) s'accentuent chez les Primates supérieurs et contribuent à modifier la statique de la tête et ses rapports avec la colonne vertébrale. La base du crâne subit une flexion amenant la partie faciale au-dessous du neurocrâne (flexion qui atteindra son maximum chez *Homo sapiens*), en même temps que le trou occipital tend à se placer sous le crâne et non pas en arrière, comme c'est le cas chez les quadrupèdes typiques.

Encore dirigées latéralement chez les formes les plus primitives (Prosimiens Tupaiiformes et Daubentoniformes), les orbites s'orientent progressivement vers l'avant pour se placer dans le plan frontal chez les Simiens, les Anthropoïdes et l'Homme. La frontalisation de l'orbite permet la vision stéréoscopique et augmente le champ visuel, favorisée en cela par l'extension des centres visuels du néopallium. Contrairement à celle des autres Mammifères, l'orbite des Primates est complètement isolée de la fosse temporale, sauf chez quelques formes fossiles (certains Lémuriformes et *Anagale*), où une communication telle qu'on la rencontre normalement chez les Mammifères les plus primitifs est encore assurée.

Les Primates désignés abusivement sous le nom global de « singes », représentent en réalité un ensemble fort complexe de Mammifères Placentaires très largement diversifiés depuis 80 millions d'années (début du Paléocène), au cours desquelles ils subirent un certain nombre de transformations plus ou moins importantes et sans lesquelles l'Homme n'aurait pu devenir ce qu'il est. Leur origine lointaine n'a pu être clairement définie. La thèse d'une descendance issue d'Insectivores primitifs semble actuellement prévaloir. Cependant, la séparation entre les deux ordres n'est pas aussi tranchée que semblent l'indiquer les données quelque peu arbitraires de la systématique. La continuité entre les Insectivores et les Primates est tellement graduelle que seul un examen anatomique détaillé des formes fossiles et de certains groupes actuellement vivants permet, dans une certaine mesure, d'orienter le choix de la place zoologique des types de transition. L'exemple le plus classique est fourni par la famille des Tupaiidés (Prosimiens de l'Asie du Sud-Est et de l'Indonésie), dont la position systématique oscille entre l'ordre des Primates et celui des Insectivores suivant les caractères considérés et en fonction de l'opinion des mammalogistes. Selon les hypothèses les plus récentes, les toupayes seraient les descendants actuels de formes primitives d'Insectivores.

S'il est vrai que les transformations caractérisant l'évolution et la différenciation des divers groupes de Primates demeurent le plus souvent sous la dépendance de facteurs adaptatifs variés, il ne faut pas perdre de vue un fait essentiel : les Primates ont conservé dans leur structure anatomique de nombreuses dispositions mammaliennes primitives grâce auxquelles a pu s'élargir l'éventail de leurs spécialisations.

Les Prosimiens

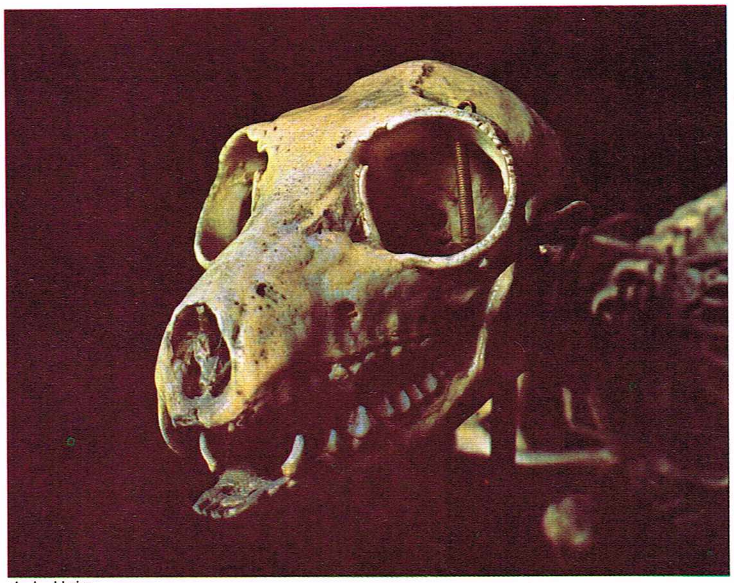
Les Prosimiens constituent le groupe le plus primitif des Primates. Malgré une certaine uniformité de leurs caractères anatomiques et de leurs modes de vie généralement crépusculaires ou nocturnes, ils offrent des radiations adaptatives diverses et certaines spécialisations parfois très poussées (par exemple, la denture de *Daubentonia*, les modifications squelettiques en rapport avec le saut chez *Tarsius*), qui les rapprochent des Insectivores, voire même des Rongeurs. Le volume proportionnel de leur encéphale est réduit. Leur face est généralement projetée vers l'avant et forme un museau pourvu d'un rhinarium (muqueuse nasale apparente), sauf chez les tarsiers. La morphologie et les formules dentaires diffèrent de celles des Simiens. Les doigts portent souvent des griffes. Leur embryogenèse, leur rythme de croissance, leur multiparité et leur reproduction, le plus généralement saisonnière, distinguent les Prosimiens des autres Primates, notamment des Cercopithecoidea et des Hominoidea. La position reculée du trou occipital témoigne d'un faible redressement corporel, en rapport avec leur locomotion quadrupède de type grimpeur arboricole. Enfin, à l'exception des Tarsiidae, chez qui une ébauche de conduit auditif externe est reconnaissable, la région otique des Prosimiens est constituée par une bulle auditive formée à partir de l'os pétreux (rocher des Primates supérieurs). Cette disposition, en partie conservée chez les Platyrhiniens, est nettement différente du conduit osseux de la presque totalité des Cynomorphes et de celui des Pongidae et des Hominidae.

C'est cependant parmi les Prosimiens fossiles de la famille des Omomyidae que se situent vraisemblablement les formes les plus généralisées des Primates, c'est-à-dire celles dont la faible spécialisation permet de penser qu'elles se trouvent plus près de la souche commune d'où dérivent les autres familles de l'ordre. Le nombre important de genres et d'espèces de Prosimiens fossiles, leur longue histoire paléontologique et leur répartition géographique nettement plus étendue que celle des Prosimiens actuels montrent que leurs radiations évolutives furent considérables au cours de l'ère tertiaire. Il semble que les formes actuelles soient des reliques qui ont pu se maintenir et s'adapter jusqu'à nos jours grâce à leur isolement et à certaines conditions écologiques particulièrement favorables.

Les Simiens

Les Simiens sont les formes que l'on désigne communément par le terme de « singes ». Ils sont divisés en deux catégories bien distinctes suivant leur répartition géographique, leur mode de locomotion, leur denture, l'extrémité de leurs membres, leur pilosité et leur pigmentation, leur morphologie osseuse, etc. On sépare ainsi taxonomiquement les singes d'Amérique (Platyrhiniens) des singes de l'Ancien Monde (Catarhiniens). Ces deux infra-ordres de Simiens comprennent de nombreuses familles actuellement vivantes, très diversifiées bien que certaines soient assez proches les unes des autres par leur squelette, leur éthologie ou leur distribution géographique. Les plus primitives (Hapalidae) offrent une parenté avec les Prosimiens, alors que les formes les plus évoluées (Pongidae) présentent des traits de ressemblance et une convergence indiscutables avec l'Homme.

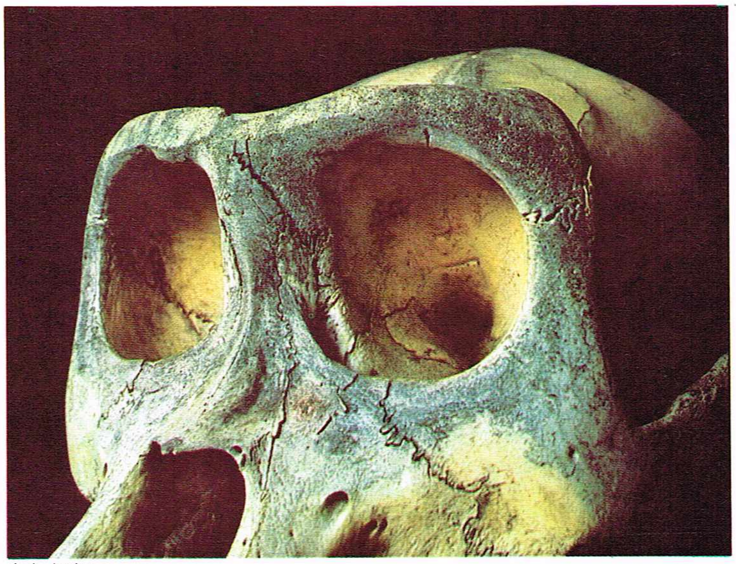
Bien qu'ils soient actuellement confinés à l'Amérique centrale et méridionale, les Platyrhiniens possèdent en effet de nombreuses particularités qui évoquent, d'une part, les Lémuriens malgaches, notamment en ce qui concerne la morphologie et la complication de l'encéphale, la trituberculie des molaires supérieures, la gémellité habituelle (Hapalidae), l'adaptation à la vie nocturne (Aotinae) et, d'autre part, les tarsiers du Sud-Est asiatique (structure crânienne, colonne vertébrale, musculature), dont les ancêtres semblent avoir été aussi ceux des Platyrhiniens. Toutefois, et c'est là un point capital que nous enseigne l'histoire paléontologique des Primates, les Ceboidea fossiles, moins spécialisés que les Platyrhiniens actuels qui leur ont succédé dans le temps, possèdent des



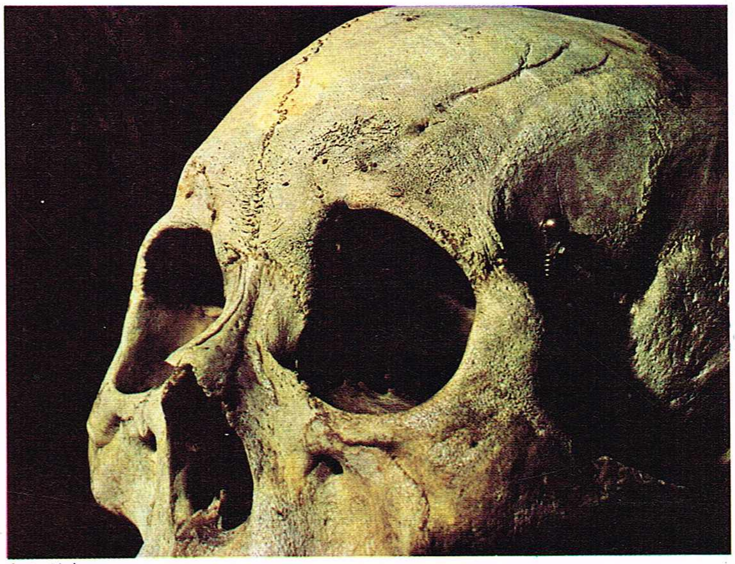
J.-L. Heim



J.-L. Heim



J.-L. Heim



J.-L. Heim

caractères archaïques, tels que le contour arrondi du front, la dépression sous-orbitaire (fosse canine), les membres antérieurs relativement courts (dont le rôle sustentateur est considérablement aidé par la longue queue préhensile de ces animaux), la faible saillie du menton, la présence d'apophyses géni à la face postérieure de la symphyse mentonnière; on retrouve ces caractères plus ou moins nettement tout au long de l'histoire des Hominidae. De telles analogies structurales et morphologiques entre la lignée (phylum) par laquelle s'est réalisée la forme humaine et celle qui s'est plus précocement diversifiée en donnant naissance aux Platyrhiniens, confirment l'origine commune des Primates américains et des Primates de l'Ancien Monde, l'Homme faisant partie de ces derniers.

Chez les Primates supérieurs, les singes Anthropoïdes manifestent des tendances au redressement corporel consécutif à un mode particulier de locomotion arboricole, le mode suspendu, ou *brachiation*, qui a pour effet de réduire la longueur du tronc, d'augmenter la largeur du bassin et la longueur des membres antérieurs. Ce mode de locomotion s'accompagne d'une cérébralisation plus poussée, concomitante d'une réduction du volume facial et d'une disposition nouvelle des viscères, en rapport avec la posture ainsi acquise. Toutes ces transformations, imputables à l'hyperspécialisation arboricole, offrent des analogies frappantes avec un tout autre type de locomotion, non arboricole cette fois et caractéristique des Hominidae : la bipédie, où seul le membre postérieur assure la fonction locomotrice et sustentatrice. Ainsi, deux spécialisations totalement opposées ont abouti par convergence et par une relation de cause à effet au redressement corporel, partiel chez les Pongidae, total chez les Hominidae. L'une et l'autre ont leur propre histoire paléontologique mais proviennent de formes ancestrales communes portant des caractères encore indifférenciés et, par cela même, voués à s'orienter dans telle ou telle voie.



J.-L. Heim

▲ ***Disposition de la région orbitaire chez les Primates : en haut à gauche, chez un Lémurien (le galago) ; en haut à droite, chez un Platyrhinien (le sajou) ; en bas à gauche, chez un Anthropoïde (le gorille) ; en bas à droite, chez un Homme actuel de type mongol.***

◀ ***Page ci-contre, vues latérales de la tête osseuse de différents Primates.***

◀ ***Un crâne de tarsier*** **(Tarsius spectrum).** ***Noter le grand développement des cavités orbitaires de ce Prosimien.***

Sous-ordre	Infra-ordre	Super-famille	Familles	Sous-familles	Genres	Noms communs	Espèces	Distribution
SIMIENS DU NOUVEAU-MONDE	PLATYRHINIENS (PLATYRHINI)	CEBOIDEA	HAPALIDAE (CALLITHRICIDAE)	HAPALINAE	Hapale (Callithrix)	Ouistiti	8	Amazonie, Colombie, Bolivie
					Leontocebus (Midas)	Singe-lion ou tamarin	20	Amérique Centrale et Amérique du Sud
					* Dolichocebus			Oligocène d'Amérique du Sud
				CALLIMICONINAE	Callimico		goeldii	Amazonie
			CEBIDAE	AOTINAE	Aotes	Douroucouli	3	Amérique Centrale et du Sud
				CALLICEBINAE	Callicebus	Titi	7	Amérique Centrale et du Sud
				PITHECINAE	Pithecia	Saki ou singe-moine	2	Amazonie et bassin de l'Orénoque
					Chiropotes	Saki-capucin	3	Amazonie et bassin de l'Orénoque
					Cacajao	Ouakari	4	Haut-Amazone
					* Cebupithecia			Miocène supérieur de Colombie
				CEBINAE	Cebus	Sajou, sapajou, capucin	4	Amérique du Sud
					Saimiri	Singe-écureuil	2	Versant Pacifique de l'Amérique Centrale et du Sud
					* Neosaimiri			Miocène supérieur de Colombie
				ALOUATTINAE	Alouatta (= Mycetes)	Singe hurleur	6	Amérique Centrale et du Sud (jusq. Sud-Brésil)
					* Homunculus			Miocène supérieur de Colombie
				ATELINAE	Ateles	Singe-araignée	5	Amazonie et Amérique Centrale
					Lagothrix	Singe laineux	3	Bassin Amazone
					Brachyteles		arachnoides	S.-E. du Brésil
					* Brachyteles			Pléistocène

* : formes fossiles.

▲▶ ***Classification et répartition des Simiens : en haut, ceux du Nouveau Monde ; page ci-contre, ceux de l'Ancien Monde.***

C'est par le jeu de spécialisations de cet ordre que la diversification des Primates s'est déroulée au cours de leur longue histoire. Les analogies et les convergences, qui rendent leur classification souvent délicate, demeurent toutefois l'expression de leur cohésion indiscutable.

Bien qu'étant fondamentalement arboricoles, puisqu'ils occupent essentiellement les zones forestières comprises entre les tropiques et l'équateur, les Simiens ont fréquenté au cours de l'ère tertiaire des zones nettement plus étendues, telles que l'Amérique du Nord, l'Europe et l'Asie centrale. Certaines familles de Simiens de l'Ancien Monde ont abandonné plus ou moins complètement la forêt pour s'installer dans des régions subdésertiques, dans des savanes clairsemées, sur des terrains rocheux et même dans des régions montagneuses parfois très élevées. Les différences notables de milieu ont favorisé la recherche d'une meilleure adaptation et, spécialement, d'un type de locomotion particulièrement favorable à leurs conditions écologiques. Aussi, à l'exception des Prosimiens, qui demeurent essentiellement quadrupèdes, les Primates offrent quatre possibilités locomotrices.

● *Type grimpeur normal.* C'est le type fondamental d'organisation locomotrice des Primates, en rapport direct avec l'arboricolisme, caractérisant la presque totalité des Platyrhiniens et certains Cynomorphes. Ce mode de déplacement nécessite un redressement très peu accentué du tronc ; le membre antérieur est légèrement plus long que le membre postérieur (105 à 110 %). Les Primates répondant à ce type reposent sur le sol par la paume et par la plante (pronogrades) mais deviennent digitigrades lors de la marche. La queue joue un rôle essentiel dans la suspension ; aussi est-elle le plus souvent très longue et préhensile *(Alouatta, Ateles)*, sauf chez *Cacajao*, où elle est courte.

● *Type marcheur.* Ce type répond à une adaptation à la vie en savane et en forêt clairsemée. La plupart des Cynomorphes *(Cercopithecinae)* correspondent à ce type ; il faut y ajouter le gorille (notamment *G. beringei*), qui, du fait de son poids, a plus ou moins abandonné le domaine arboricole en se spécialisant secondairement dans la marche plantigrade.

Les singes marcheurs sont quadrupèdes *(Papio, Mandrillus, Theropithecus, Macaca)*, et possèdent une queue non préhensile souvent plus courte que celle des Platyrhyniens, parfois même absente *(Gorilla)*. Le membre antérieur est à peu près aussi long que le membre postérieur, sauf chez le gorille, dont la structure fondamentalement brachiatrice a fortement développé le bras et l'avant-bras.

● *Type brachiateur ou suspendu.* La locomotion brachiatrice est liée à la vie arboricole, mais comprend toutefois des possibilités de marche sur terrain dégagé (*Colobinae, Pongidae* et certains Platyrhiniens). Elle s'accompagne, de ce fait, d'un certain nombre de modifications anatomiques concernant les proportions corporelles :

— un allongement marqué du membre antérieur qui atteint 180 % de la longueur du membre postérieur chez les Pongidae (surtout chez l'orang et le gibbon), les Colobinae et les Atelinae ; cet allongement est plus faible chez les Alouattinae ;

— un allongement des quatre derniers doigts de la main, qui fait fonction de crochet rendu encore plus efficace par la réduction du pouce et même par sa disparition (*Ateles,* Colobinae) ;

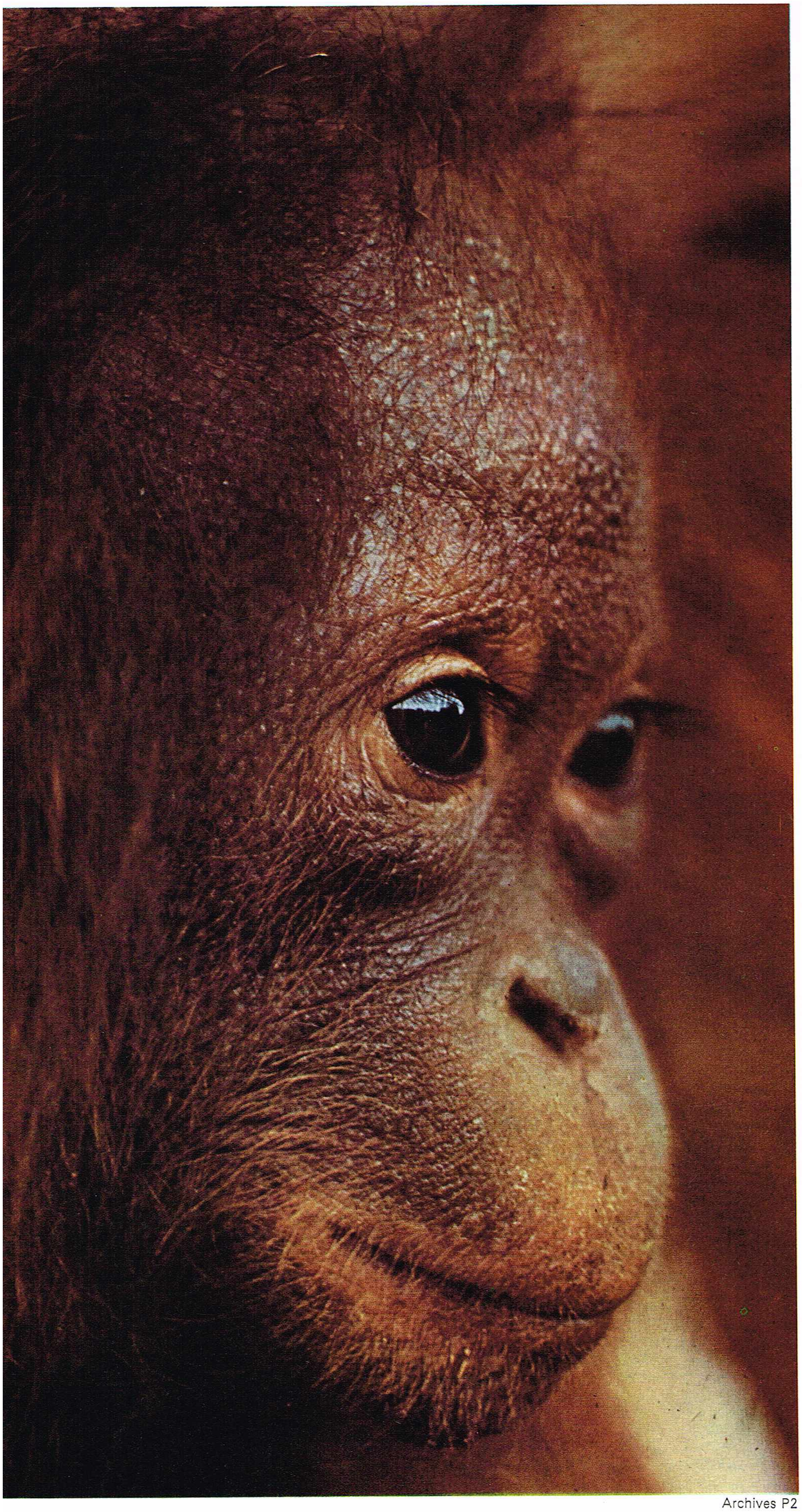
— une diminution de la hauteur et un redressement partiel du tronc (surtout chez le gorille et le chimpanzé) consécutifs à la réduction du nombre des vertèbres thoraciques et lombaires :

	thoraciques + lombaires	lombaires	sacrées
Lémuriens	19-23	6-9	3-6,5
Platyrhiniens	18-21	4 *(Ateles)*-7	3-4,5
Cynomorphes	19	7	3-4
Gibbon	18	5	4-5 (Gibbon, Siamang)
Siamang	17	4-5	
Orang	17	3-4 (Orang, Gorille, Chimpanzé)	5-6 (Orang, Gorille, Chimpanzé)
Gorille	16,5		
Chimpanzé	16		

● *Type bipède.* L'orthostatisme, ou bipédie, n'est réalisé complètement que chez les Hominidae (Archanthropiens, Paléanthropiens et Néanthropiens). Ce type implique un redressement parfait du corps ; le membre

Sous-ordre	Infra-ordre	Super-familles	Familles	Sous-familles	Genres	Nom commun	Espèces	Distribution
SIMIENS DE L'ANCIEN MONDE	CATARHINIENS (CATARHINI)	CERCOPITHECOIDEA (CYNOMORPHES)	CERCOPITHECIDAE	CERCOPITHECINAE	Cercopithecus	Cercopithèque	13	Afrique tropicale et équatoriale
					Erythrocebus	Singe rouge ou patas	patas	Afrique tropicale et équatoriale
					Cercocebus	Mangabey	4	Afrique équatoriale
					Macaca	Macaque	12	Asie
						Magot	sylvana	Afrique du Nord et Gibraltar
					Cynopithecus		niger	Célèbes
					Papio	Babouin	5	Afrique tropicale
					* Parapapio * Dinopithecus * Gorgopithecus			Plio-Villafranchien d'Afrique australe
					Mandrillus	Drill et mandrill	2	Afrique tropicale et équatoriale
					Theropithecus	Gelada	gelada	Éthiopie
					* Simopithecus			Pliocène supérieur - Pléistocène inférieur d'Afrique orientale
				COLOBINAE	Colobus	Colobe	4	Afrique tropicale
					Presbytis (= Semnopithecus)	Langur	13	Asie méridionale
					* Semnopithecus		monspessulanus	Asie méridionale
					Pygathrix	Langur (Douc)	nemaeus	Indochine
					Simias		concolor	Iles Mentawei
					Rhinopithecus		2	Chine et Indochine,
					Nasalis	Nasique	larvatus	Bornéo
					* Mesopithecus			Pontien (Grèce, Iran, Tchécoslovaquie, Inde, Russie méridionale). Miocène inférieur du Kenya
					* Libypithecus			Pliocène moyen d'Égypte
					* Dolichopithecus			Pliocène de France
					* Oligopithecus			Oligocène inférieur d'Égypte
		* PARAPITHECOIDEA			* Parapithecus			Oligocène inférieur d'Égypte
					* Amphipithecus ?			Éocène supérieur de Birmanie
					* Apidium ?			Oligocène inférieur d'Égypte
SIMIENS	CATARHINIENS	ANTHROPOIDEA (ANTHROPOMORPHES)	PONGIDAE (PONGOIDEA)	HYLOBATINAE	Hylobates	Gibbon	5	Asie orientale et méridionale + Indonésie
					Symphalangus	Siamang	syndactylus	Asie orientale et méridionale + Indonésie
					* Aeolopithecus			Oligocène d'Égypte
					* Pliopithecus			Miocène moyen-début Pliocène d'Europe
					* Limnopithecus			Miocène moyen et supérieur d'Afrique orientale
				PONGINAE	Pongo	Orang-outan	pygmaeus	Sumatra et Bornéo
					Pan	Chimpanzé	troglodytes	Afrique équatoriale
					Gorilla	Gorille	gorilla	Afrique centrale
					* Aegyptopithecus			Oligocènesupérieurd'Égypte
					* Dryopithecus * Hispanopithecus * Paidopithex			Miocène moyen, Afrique, Eurasie
					* Proconsul			Miocène inférieur d'Afrique orientale
					* Sivapithecus * Kenyapithecus			Miocène inférieur d'Asie et d'Afrique orientale
					* Ramapithecus			Mio-Pliocène d'Asie
					* Giganthopithecus			Pléistocène de Chine
			* OREOPITHECIDAE		* Oreopithecus			Miocène supérieur d'Europe
			* Australopithecidae (ou-cinae)		* Australopithecus	Australopithèque	2	Villafranchien d'Afrique méridionale et orientale
			HOMINIDAE (HOMINOIDEA)	HOMINIDAE (*sensu stricto*) ou HOMININAE	Homo (Hommes actuels et fossiles)	* Archanthropiens	archaeus (= erectus)	Pléistocène inférieur et moyen de l'Ancien monde
						* Paléanthropiens	(H. sapiens neandertalensis)	Pléistocène moyen et supérieur
						Néanthropiens	(H. sapiens sapiens)	Fin du Pléistocène supérieur et actuel

* : Formes fossiles


Archives P2

postérieur (membre inférieur) s'allonge notablement par rapport au membre antérieur (supérieur). La bipédie s'accompagne de nombreuses modifications intéressant la colonne vertébrale (courbures rachidiennes), d'un raccourcissement du tronc, d'un très grand développement de la boîte crânienne et des hémisphères cérébraux, d'une réduction de la face et de l'appareil masticateur, de la libération de la main de toute fonction locomotrice ou sustentatrice, de l'élargissement du pied et du bassin, de la formation d'une voûte plantaire, du développement de certains muscles (fessiers) alors que d'autres (grand droit de l'abdomen) subissent une nette régression, etc.

L'ensemble des transformations anatomiques et psychologiques résultant de la bipédie et de l'hypercéphalisation constitue l'hominisation. Elle permet de suivre les grandes étapes de la genèse de l'Homme chez les formes fossiles précédant son apparition et de mieux saisir ses différences structurales, adaptatives et éthologiques par rapport aux autres groupes de Primates.

La tête

L'augmentation du volume de la boîte crânienne et la régression proportionnelle du massif facial sont très nettes chez les Platyrhiniens, les Anthropomorphes et les Hominidae, alors qu'elles sont parfois masquées chez d'autres formes par les facteurs suivants :

— un allongement secondaire de la face, qui constitue un véritable museau chez les Cercopithecidae cynocéphales, où le maxillaire supérieur s'allonge en présentant des crêtes latérales (plus marquées chez *Mandrillus* et *Papio* que chez *Theropithecus*) ;

— le développement des superstructures osseuses du crâne, qui constituent des crêtes ayant pour effet d'augmenter la surface d'insertion de certains muscles. Ces superstructures traduisent la puissance de l'appareil dentaire (torus sus-orbitaire) ou l'hypertrophie des muscles temporaux (crête sagittale du crâne résultant de la fusion des crêtes temporales) et nucaux (crête, ou torus occipital). Ces superstructures sont rares chez les Platyrhiniens, où le torus sus-orbitaire est toujours absent; *Cebus* et *Alouatta* mâles présentent le plus souvent une crête sagittale ou occipitale. Les superstructures sont bien visibles chez les Cynomorphes et surtout chez les Anthropomorphes, notamment chez le gorille mâle. Chez les Hominidae fossiles, elles diminuent fortement par suite de la gracilisation du crâne (stature bipède et réduction de l'appareil dentaire) ; on retrouve toutefois chez *Paranthropus robustus* une légère crête sagittale. Le torus sus-orbitaire se maintient chez les Archanthropiens et les Paléanthropiens *(Homo « erectus »* et *Homo sapiens neandertalensis)*. Une crête occipitale très atténuée peut se rencontrer aujourd'hui chez certains types humains (Mélanésiens, Australiens) ; elle n'a toutefois pas de signification évolutive ou atavique.

Le développement de la boîte crânienne chez les Simiens s'accompagne de l'élévation de l'écaille temporale et de l'écaille occipitale. Les orbites se placent désormais dans le plan frontal et demeurent définitivement isolées de la fosse temporale. Le frontal, particulièrement redressé et convexe chez les Platyrhiniens, prend part à la constitution de la fosse temporale chez les Catarhiniens et l'Homme. Les contacts entre les os de la voûte au niveau de la fosse temporale (région du ptérion) sont de trois types chez les Primates. Leur reconnaissance constitue un excellent caractère pour la distinction des groupes :

● *Type sphéno-pariétal :* articulation entre l'alisphénoïde et le pariétal; séparation entre frontal et temporal. Ce type se rencontre chez les Tarsiidae, les Lémuriens, les Hominidae, *Pongo, Hylobates;* il est fréquent chez les Colobinae.

● *Type fronto-temporal :* articulation entre frontal et temporal ; le sphénoïde et le pariétal restent séparés. Cette disposition est générale chez les Cynomorphes, le gorille, le chimpanzé et les Cercopithecinae. Elle est rare chez les Colobinae.

La constance de ces deux types est sujette à certaines variations selon les genres et les groupes cités.

● *Type jugo-pariétal :* articulation entre l'os jugal et l'os pariétal; le temporal et le frontal sont séparés. Ce type est constant chez les Platyrhiniens. Les singes américains présentent un os jugal très développé et entrant en contact avec le pariétal, contrairement aux Catarhiniens, chez qui il est réduit, situé davantage en façade et séparé de ce dernier.

Un autre trait de reconnaissance des Simiens, auquel nous avons déjà fait allusion, est la forme de la région otique (ou auditive). La bulle auditive, présente chez tous les Prosimiens, se retrouve, quoique petite, chez les Platyrhiniens, où le conduit auditif externe osseux est réduit à un anneau (anneau tympanique). Un conduit est toutefois différencié chez *Lagothrix*. L'anneau tympanique, présent chez le fœtus des Catarhiniens et le très jeune enfant humain, s'allonge en se différenciant en un conduit auditif externe chez les Catarhiniens et l'homme adulte, en même temps que la bulle auditive régresse et se pneumatise chez les Pongidae et les Hominidae, pour former la région mastoïdienne.

La pneumatisation du crâne (présence de sinus et de cavités aériennes) augmente, en règle générale, des Prosimiens aux Hominidae. Un petit sinus maxillaire parfois présent chez les Hapalidae existe en permanence chez les Cebidae. Le sinus frontal, absent chez les premiers, peut se rencontrer chez les seconds. Chez les Cynomorphes, le frontal et le sphénoïde sont presque toujours dépourvus de sinus. Seul le sinus maxillaire est bien développé chez les Cercopithecidae, mais il fait défaut chez les Colobinae. La pneumatisation s'accentue chez les Anthropomorphes. Peu développée chez le gibbon et l'orang, où le sinus frontal manque généralement (disposition primitive), elle s'accentue nettement chez le chimpanzé et le gorille : les sinus maxillaires et sphénoïdaux sont très développés, alors que le sinus frontal se loge au-dessus du bourrelet sus-orbitaire entre les deux tables osseuses. Dans le groupe des Hominidae, la pneumatisation est forte chez les Archanthropiens et les Paléanthropiens. Elle atteint son degré maximal chez les Hommes de Néanderthal, où elle efface complètement les fosses canines (sinus maxillaires) et creuse, en le gonflant, le torus sus-orbitaire. Chez *Homo sapiens sapiens*, elle demeure plus réduite malgré l'existence de variations individuelles.

Contrairement aux Prosimiens, la face des singes est souvent glabre, sauf chez quelques formes *(Hapalidae, Aotes)*, ce qui favorise vraisemblablement la différenciation et la complication des muscles peauciers de la mimique, qui n'atteignent des possibilités nuancées que chez les Pongidae et surtout les Hominidae.

Un nez dépourvu de rhinarium caractérise l'ensemble des Simiens. Il est pourvu d'une cloison élargie avec des narines orientées de chaque côté (Platyrhiniens) ou s'ouvrant en dessous (Catarhiniens, *Alouatta, Aotes*). Chez certains Colobinae *(Simias, Rhinopithecus)*, le nez peut présenter des dimensions notables, voire très importantes (*Nasalis* de Bornéo).

Les modifications de la mandibule des singes par rapport à celle des Prosimiens résultent de la régression du massif facial et du raccourcissement de l'arcade alvéolo-dentaire et du palais. La mandibule simienne forme un os unique dont les deux moitiés sont solidement unies dans la région médiane (ou symphyse). Le rapport entre la diminution de la longueur de la branche horizontale et l'élévation de la branche montante permet une mastication plus énergique que chez les Prosimiens.

De ce fait, l'apophyse coronoïde ne s'élève guère au-dessus du condyle. La région angulaire, ou gonion, prolongée par une apophyse chez les Prosimiens (apophyse lémurienne), présente un contour arrondi chez les singes.

La denture subit une régression numérique par rapport à celle des Prosimiens. S'il existe des variations morphologiques concernant les dimensions absolues et relatives ainsi que la morphologie des couronnes, qui peut différer quelque peu d'un groupe à l'autre (la troisième molaire inférieure de *Macaca* et *Cercocebus* présente 5 tubercules, alors qu'on en dénombre 4 chez *Cercopithecus* et *Erythrocebus*), la formule dentaire (nombre absolu et relatif des dents) demeure fixe pour un groupe donné :

	incisives	canines	prémolaires	molaires	total
Platyrhiniens					
Hapalinae	2	1	3	2	32
Callimiconinae, Cebidae	2	1	3	3 (2)	36
Catarhiniens					
Catarhiniens, Homo	2	1	2	3 (2)	32

Il est intéressant de noter que, par le nombre des prémolaires, les Platyrhiniens sont plus primitifs que les Catarhiniens, alors qu'ils sont plus évolués par la tendance à la régression des molaires. En effet, cette régression se retrouve non seulement chez les Hapalinae, où elle constitue la règle générale : la troisième molaire des autres Platyrhiniens est souvent plus ou moins atrophiée et fait même défaut chez *Ateles*.

Contrairement à ce que l'on observe chez les Prosimiens, la différence sexuelle de la denture est nettement marquée : les canines dépassent le niveau des autres dents (sauf chez *Homo*).

La tendance au redressement corporel se manifeste d'une façon plus ou moins évidente chez tous les Simiens. Elle est accentuée par la suspension et intervient sur la morphologie de la base du crâne, qui répond à ces nouvelles conditions d'équilibre de la tête par le retrait plus ou moins marqué de la face et le développement graduel de la cavité cérébrale, laquelle s'étend principalement au profit des lobes occipitaux (aire visuelle). La base du crâne accentue de ce fait la coudure ethmo-sphénoïdale et foramino-nucale, ce qui tend à faire avancer le trou occipital ; dans l'espèce humaine, celui-ci s'ouvre en dessous de la boîte crânienne et non plus en arrière comme chez les quadrupèdes. Ce schéma est bien entendu sujet à des variations importantes selon les familles.

Le développement du crâne cérébral chez les Simiens est corrélatif à celui du cerveau, dont le volume augmente aussi bien en valeur absolue qu'en comparaison du poids du corps. Le rapport le plus élevé est atteint chez les Platyrhiniens en raison de leurs faibles dimensions corporelles. Ce développement neurocrânien s'accompagne :

— de la grande extension des hémisphères cérébraux, qui masquent à peu près complètement le cervelet (la plupart des Platyrhiniens et surtout le genre *Saimiri*) ;

— de l'atrophie de l'appareil olfactif (rhinencéphale), qui est déjà marquée chez les Lémuriens, plus accentuée chez les Hapalidae et surtout chez les Cercopithecidae ;

— de l'operculisation du territoire central, qui s'accroît progressivement des Lémuriens à l'Homme ;

— de la complication et de l'enroulement progressif du cortex (gyrencéphalie), déjà marqués chez les Platyrhiniens (sauf chez les Hapalidae, qui demeurent lissencéphales).

Le tronc et les membres

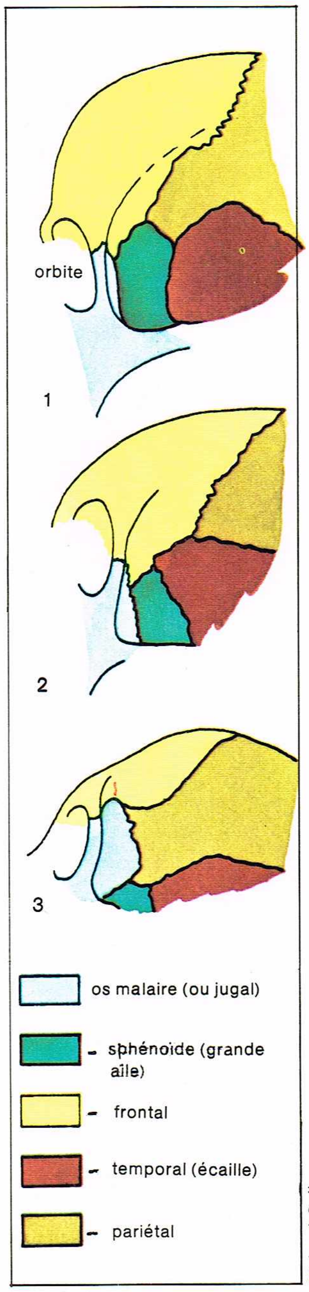
Au niveau du tronc, le redressement corporel entraîne des modifications notables.

— Les courbures vertébrales s'accentuent avec la brachiation (une légère courbure lombaire et une courbure dorsale chez les Hylobatinae) et la bipédie (courbures cervicale, thoracique lombaire et sacrée). Chez les quadrupèdes, les Platyrhiniens et les Cynomorphes, il n'existe qu'une seule courbure comme chez l'enfant humain.

— Le thorax s'élargit transversalement chez les formes suspendues (*Ateles*, Anthropoïdes) et surtout avec la bipédie *(Homo)*.

La main des singes est adaptée à l'arboricolisme. La préhension de la main varie fortement en fonction du mode de locomotion suspendu et du degré d'opposabilité du pouce. Chez les formes essentiellement brachiatrices, le pouce est généralement réduit (Colobinae), parfois même absent *(Ateles)*. Il n'est pas opposable chez les Hapalidae : la préhension est par conséquent imparfaite et, en plus de sa fonction locomotrice essentielle, la main sert bien plus à fixer et à rechercher la nourriture qu'à la véhiculer vers la bouche. Chez les Cebidae, la préhension est plus élaborée : les objets peuvent être saisis, et certains genres parviennent même à utiliser un objet comme outil *(Cebus)*. Chez les Catarhiniens, le pouce est toujours opposable, alors que le rôle préhenseur de la main se perfectionne en même temps que l'usage du membre postérieur devient plus fréquent (Ponginae). La main s'allonge et atteint les dimensions du pied.

Les transformations relatives du pied des Simiens sont principalement soumises à l'adaptation à la bipédie et à la marche plantigrade *(Pongidae)*. Chez les Platyrhiniens, pied et main sont très différents. L'évolution du pied s'effectue par l'allongement des métatarsiens par rapport au tarse. La vie arboricole favorise des dispositions telles que l'écartement et l'opposabilité du gros orteil ainsi que l'allongement des orteils, ce qui a valu jadis aux singes anthropomorphes l'appellation de « Quadrumanes ». L'orthostatisme *(Homo)*, en revanche, s'accompagne de



▲ ***Articulation des os du crâne dans la région du ptérion : 1, type sphéno-pariétal (Homme) ; 2, type fronto-temporal (Catarhiniens) ; 3, type jugo-pariétal (Platyrhiniens) [d'après J.-L. Heim].***

◀ ***Tête d'orang-outan*** (Pongo pygmaeus) ***; chez ce Pongidé, les muscles peauciers ont atteint une grande différenciation permettant des mimiques très nuancées.***

Les caractères du cycle génital et de la reproduction chez les Primates (d'après H. STEINER et H.V. VALLOIS)							
	Cycles œstrien et menstruel	*Durée de la gestation*	*Nombre de jeunes*	*Durée de l'allaitement*	*Fin de l'enfance*	*Fin de l'adolescence*	*Particularités de la reproduction*
LEMUROIDEA	Polyœstriens saisonniers ou permanents. Faible hémorragie intra-utérine.	4-5-6 mois	1-2	4-6 semaines	6 mois	2 ans	Couples monogames. Groupes de constitution sociale inconnue. Jeune porté d'abord sur le ventre, ensuite sur le dos. ♂ participant aux soins des jeunes?
TARSIOIDEA	Polyœstriens permanents. Menstrues toutes les 3 semaines.	?	1	?	?	?	Couple monogame? Jeune porté sur le ventre.
PLATYRHINIENS	Polyœstriens, menstrues incomplètes : desquamation utérine, faible hémorragie vaginale.	3-4-5 mois	1-2	4-6 semaines	2-4 mois	1-2 ans	Couple monogame ou clan sans hiérarchie. Jeune porté sur le ventre ou le dos. ♂ porte les jeunes et joue avec eux.
CATARHINIENS CERTAINS *MACACA*	Vraies menstrues, sans tuméfaction de la région ano-génitale	7 mois	1-2	4 semaines			Harem avec ♂ dominant. Jeune porté surtout sur le dos, précocement autonome ; ♂ ne s'occupant pas des jeunes.
CERTAINS *MACACA* CYNOCÉPHALES	avec tuméfaction.	5-6 6-7-8	1-(2)	2 2-6 semaines	6 mois	3-4 4-6 ans	
ANTHROPOMORPHES GIBBON	Cycle menstruel 28-30 jours	7 mois	1	6 mois	3 ans	7 ans	Groupe de familles monogames. Jeune porté sur le côté. ♂ aidant à soigner les jeunes.
CHIMPANZÉ	34-35 jours avec tuméfaction	8 mois 1/2	1-(2)	4-6 mois	3-4 ans	8-12	Familles polygames groupées ou isolées. Jeunes portés sur le ventre. ♂ n'aidant pas à l'élevage.
GORILLE	45 jours avec tuméfaction	?	1-(2)	?	2-3 ans	10-14 ans	
ORANG	29 jours	8-9 mois	1-(2)	4-6 mois	3 ans 1/2	8-12	Idem?
HOMME	27-28 jours	9 mois	1-(2)	9-12 mois	6 ans	14-16 ans	Famille monogame. Jeune avec réflexe d'accrochage. Jeunes soignés par le père et la mère.

▲ ***Tableau récapitulatif des caractères du cycle génital et de la reproduction chez les Primates (d'après H. Steiner et H.-V. Vallois).***

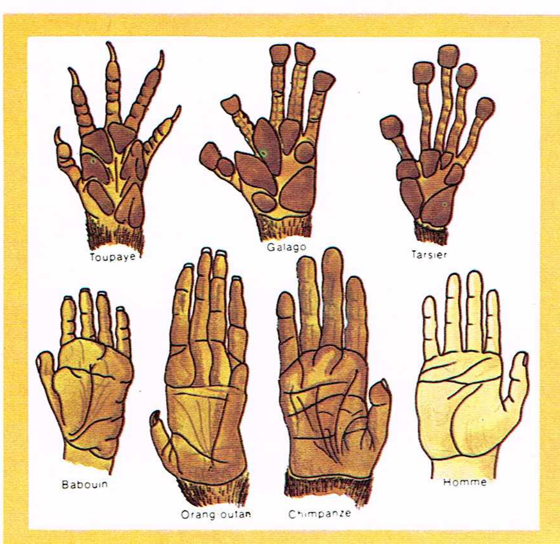
spécialisations particulières en rapport avec l'appui sur le sol, parmi lesquelles il convient de souligner :

— la formation de la voûte plantaire longitudinale qui se superpose à la voûte transversale, déjà présente chez les Pongidae ;

— la situation de l'axe du pied entre le premier et le second rayon (I-II) ;

— le raccourcissement des orteils II et IV avec modifications des formules digitales ;

— l'allongement du gros orteil et la disparition de son opposabilité.



Richard Colin

▶ ***Différents types de mains chez les Primates (d'après Biegert).***

Les doigts et les orteils se terminent soit par des griffes ou des ongles carénés, soit par des ongles plats. S'il n'existe en effet jamais de griffes chez les Catarhiniens (ongles plats ou parfois carénés), on les rencontre chez les Hapalidae (sauf sur le gros orteil).

Contrairement aux autres Mammifères et aux Prosimiens, l'activité sexuelle est fonction d'une périodicité en rapport avec la fécondité. La reproduction des Simiens s'effectue de façon ininterrompue. Le flux menstruel, absent ou incomplet chez la plupart des Platyrhiniens, devient normal chez les Catarhiniens dont le cycle sexuel des femelles *(Macaca)* passe par les mêmes phases que celui de la femme. Les principales différences entre l'espèce humaine et les autres Catarhiniens intéressent les modifications périodiques de la région génitale des seconds (peau sexuelle). La possibilité d'accouplement indépendamment des périodes de fécondité favoriserait chez les Simiens l'établissement de familles persistantes et une organisation sociale hiérarchisée (Zuckerman).

Les Hominidae

La famille des Hominidae, représentée depuis 40 000 ans par un seul genre et une seule espèce : *Homo sapiens,* possède une structure fondamentalement catarhinienne. En effet, son organisation biologique, sérologique et morphologique, les caractères anatomiques de ses formes fossiles les plus reculées ainsi que son origine géographique localisée à l'Ancien Monde la rapprochent davantage de la famille des Pongidae que de toute autre famille de Primates. Si Hominidae et Pongidae ont atteint chacun pour leur propre compte le degré le plus poussé d'organisation des Primates et plus particulièrement des Catarhiniens, leurs ressemblances, très étroites à bien des égards, semblent être l'expression d'une convergence de processus adaptatifs plutôt que la preuve d'une

parenté réelle. De nombreuses dispositions anatomiques communes aux deux familles apparaissent dès le stade catarhinien et atteignent leur plein épanouissement au terme des deux lignées. C'est, par exemple, le cas de la tendance au redressement corporel, de l'organisation musculaire d'ensemble, du développement de l'encéphale, de la disparition de la queue, de l'élargissement thoracique et de la réduction du nombre des vertèbres dorsales, auxquels nous avons déjà fait allusion. A ces similitudes de structure corporelle, qui résultent de l'héritage d'un ancêtre commun, s'ajoutent de nombreuses analogies ayant trait au mode de fonctionnement des organes, au comportement, à la réceptivité à certains parasites et affections, à la sexualité, au développement ontogénique et, dans une certaine mesure, à quelques aspects psychologiques.

Parmi ces ressemblances, on a pu étudier tout particulièrement :

— la sensibilité gustative à certaines substances (phénylthiocarbamide), qui varie selon les individus dans des fréquences voisines chez l'Homme et le chimpanzé ;

— la réceptivité à plusieurs maladies telles que le choléra, la rage, la variole, la syphilis, l'herpès, le cancer, le paludisme, la tuberculose et la leucémie lymphocytaire, qui se retrouvent aussi bien chez l'Homme que chez quelques genres de Pongidae ;

— la présence de parasites intestinaux et cutanés communs, tels que le pou *Pediculus*, qui fréquente autant l'espèce humaine que le chimpanzé.

Si les fréquences des groupes sanguins des grands singes et de l'Homme diffèrent plus ou moins, on retrouve toutefois les mêmes facteurs sériques dans les deux groupes. De même, par ses protéines plasmatiques, l'Homme est plus proche des Anthropoïdes africains que des formes asiatiques. Les ressemblances sont cependant plus ou moins prononcées selon les groupes. Par exemple, l'albumine et les alpha-globulines du gorille sont voisines de celles de l'Homme alors que celles du chimpanzé s'en différencient. En revanche, les gamma-globulines de ce dernier sont les plus proches des nôtres.

On pourrait étendre de tels exemples à d'autres constituants sériques tels que les hémoglobines.

Il existe néanmoins entre Pongidae et Hominidae des différences significatives, qui témoignent de leur individualisation et de leur divergence très anciennes. La spécialisation particulièrement poussée de certains organes a en quelque sorte bloqué l'évolution des Pongidae à un stade à peu près acquis depuis une dizaine de millions d'années ; depuis lors, leurs formes ancestrales se sont engagées dans une voie évolutive nettement orientée vers la réalisation des types actuels. En revanche, la structure encore peu spécialisée sur de nombreux points des Hominidae leur a assuré une radiation évolutive beaucoup plus étendue en laissant ouvertes des possibilités exceptionnelles, qui leur ont garanti une suprématie adaptative indiscutable sur tous les autres Primates.

Par-dessus la structure fondamentalement catarhinienne des Hominidae se sont greffés deux faits dominants dans lesquels résident les principales différences avec les Pongidae :

— la possession de la posture bipède ;

— le développement extrême de l'encéphale, dont les volumes absolu et relatif ainsi que la complication des territoires corticaux et le nombre des neurones dépassent ceux de tous les autres Primates.

La plupart des caractères anatomiques de l'Homme résultent de ces deux faits de premier ordre, y compris ses propriétés psychiques hautement différenciées et la possibilité de communications interindividuelles par le langage articulé, l'imagination et l'abstraction des concepts.

La bipédie et le redressement corporel

L'Homme est le seul Primate qui présente une attitude verticale parfaite (orthostatisme) et qui pratique la locomotion bipède orthograde.

Nous avons déjà souligné le fait que cette fonction s'accompagne de l'augmentation de la longueur du membre postérieur par rapport au membre antérieur. Le premier assure seul la sustentation ; ses longueurs absolue et relative sont les plus élevées de celles des Primates, bien que l'allongement caractéristique de la jambe humaine apparaisse progressivement au fur et à mesure du développement postnatal et en même temps que l'enfant acquiert la marche bipède. Le rapport entre la longueur du membre inférieur et la longueur du tronc est de l'ordre de 115 % à la naissance, alors qu'il atteint 171 % chez l'homme adulte. Il varie chez les Anthropoïdes de 118 % (orang) à 149 % (gibbon).

Dégagé de toute fonction locomotrice, le membre supérieur humain assure la préhension grâce à la main. Par suite de sa faible spécialisation anatomique, cette dernière est capable d'une multitude d'activités, que rendent particulièrement élaborées sa très grande différenciation musculaire et l'abondance des terminaisons sensorielles (pelotes tactiles) répondant à une projection cérébrale remarquablement étendue. La fonction mécanique de la main humaine est rendue possible par l'opposabilité totale du pouce, dont la longueur atteint 68 % de celle de la main, alors qu'elle varie de 46 à 54 % chez les grands singes.

En revanche, le pied humain a perdu pratiquement toute fonction préhensive (s'il l'a jamais eue) pour s'adapter exclusivement à la sustentation. Il supporte de ce fait sur une très faible surface (polygone de sustentation) un poids corporel qui, exception faite pour le gorille, dépasse largement celui des autres Primates.

La spécificité du pied humain résulte de la coexistence de plusieurs facteurs, notamment :

— de la spécialisation de sa musculature, qui diffère nettement de celle de la main ;

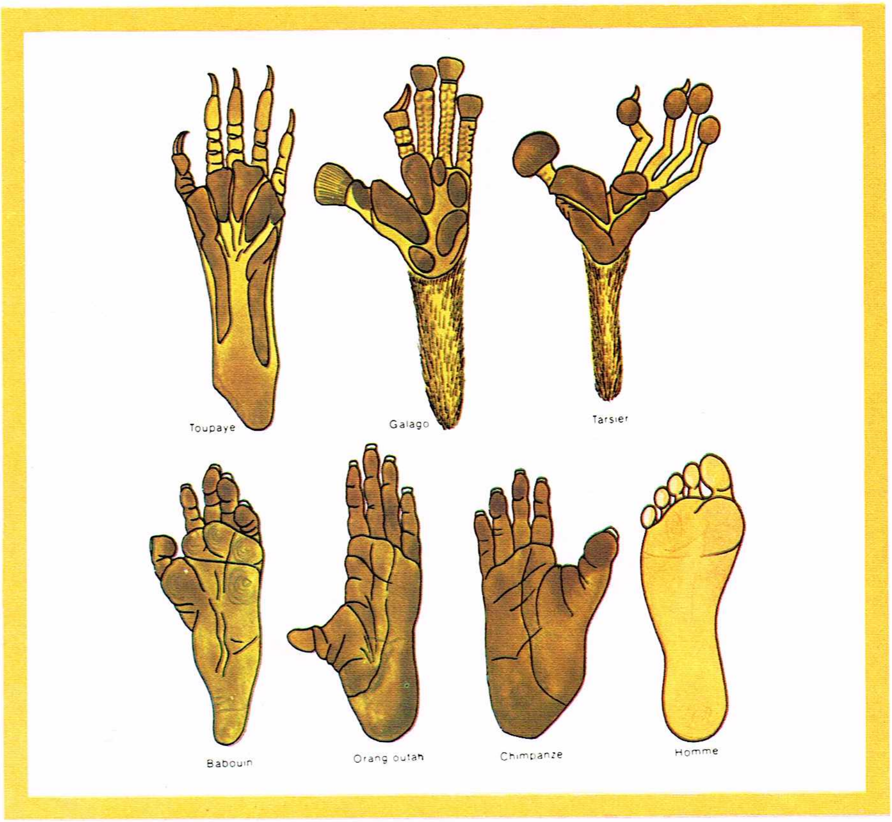
— de la réduction remarquable des quatre derniers orteils qui s'accentue vers le 5e, cette tendance se traduisant par la disparition presque complète de l'ongle du dernier orteil ;

— de l'accolement du gros orteil aux quatre autres, ce qui supprime toute possibilité d'opposition : l'axe de la tête astragalienne se rapproche de l'axe du pied, avec lequel il fait un angle de 17 à 24° contre 30 à 40° chez les Anthropoïdes ;

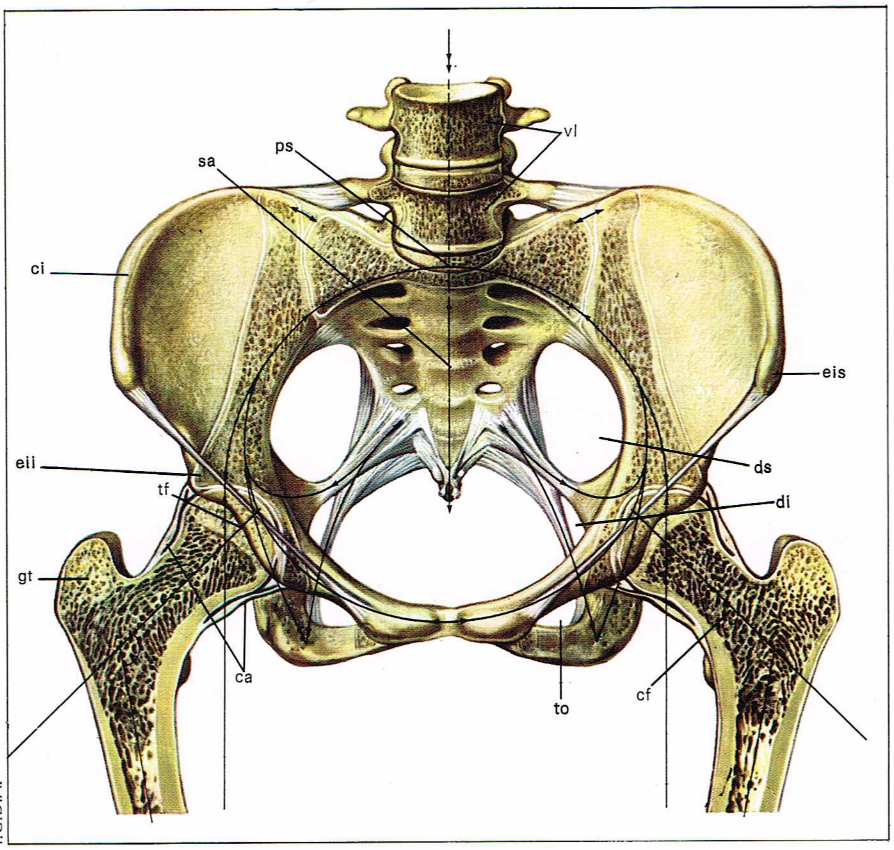
— de l'allongement du tarse qui occupe la moitié de la longueur totale du pied, alors qu'il n'en représente que le tiers chez les Anthropoïdes par suite de la grande longueur des métatarsiens et des phalanges ;

— enfin, de la formation d'une voûte plantaire longitudinale propre à l'espèce humaine, qui apparaît avec la marche orthograde et qui se surajoute à la voûte transversale présente chez les Pongidae. Le pied humain repose sur le sol par sa tubérosité calcanéenne hypertrophiée (talon) et par la tête des métatarsiens.

▼ ***Différents types de pieds chez les Primates (d'après Biegert).***



Richard Colin



I.G.D.A.

▲ ***Coupe frontale du bassin humain, intégrée dans une représentation tridimensionnelle du bassin lui-même : vl, vertèbres lombaires; eis, épine iliaque supéro-antérieure; ds, détroit supérieur du bassin; di, détroit inférieur du bassin; cf, col du fémur; to, trou obturateur; ca, capsule articulaire; gt, grand trochanter; tf, tête fémorale; eii, épine iliaque antéro-inférieure; ci, crête iliaque; sa, sacrum; ps, promontoire du sacrum.***

La spécialisation des extrémités des membres induite par la posture bipède ne peut être complètement réalisée que par l'adaptation des ceintures et des os longs à ce mode de locomotion.

Par suite de l'élargissement du tronc, l'omoplate humaine s'élargit également et se place sur la face postérieure du thorax, de telle sorte que la cavité glénoïde, articulaire avec la tête de l'humérus, s'oriente latéralement et non plus vers le haut, alors que l'épine de l'omoplate tend à prendre une direction horizontale. Cet effet de bascule de la ceinture scapulaire augmente la torsion humérale en favorisant les mouvements de pronation et de supination de l'avant-bras et de la main.

La station debout modèle profondément la structure du bassin, qui s'évase du fait de la dilatation des ailes iliaques et de l'élargissement du sacrum, constituant de la sorte un support solide pour la masse viscérale. La face externe des ailes iliaques, contournée en *S* italique, forme une large surface pour l'insertion des muscles fessiers. Le grand fessier, qui est nettement le plus développé et le plus puissant, assure le balancement du corps lors de la marche en raison de son rôle extenseur dans l'espèce humaine et non plus exclusivement abducteur comme chez les grands singes, ce dernier rôle étant dévolu au muscle moyen fessier, nettement plus réduit chez l'Homme. Les os iliaques humains sont donc plus courts et plus larges que ceux des singes Anthropoïdes : leur élargissement vers l'avant est en partie favorisé par la traction du muscle droit antérieur et du ligament ilio-fémoral, qui maintient la hanche en extension complète et qui s'attache à l'os iliaque par l'épine iliaque antéro-inférieure. Cette épine, plus ou moins saillante selon les individus, est considérée à juste titre comme caractéristique de la posture érigée.

En raison de leur rôle dans le soutien du corps, les os longs du membre inférieur sont particulièrement longs et robustes. La rigidité de l'articulation du genou, nécessaire à l'extension de la jambe, est assurée par les formes et les développements respectifs des ménisques et par des ligaments croisés puissants empêchant les mouvements de rotation qui s'effectuent normalement chez les Anthropoïdes.

Les modifications du corps humain contrôlées par l'orthostatisme vont parfaire le redressement du tronc, déjà en partie réalisé avec le mode de locomotion suspendu chez certains Platyrhiniens, les Cebidae et les Anthropoïdes (le gorille et le gibbon surtout).

Si le nombre de pièces du sternum est réduit à trois chez les Hominidae, c'est surtout la colonne vertébrale qui portera les signes de ce redressement, dont on peut suivre l'effet autant sur l'ensemble du rachis que sur les vertèbres considérées individuellement. Le recul de la ligne de gravité du corps va tout d'abord faire apparaître trois courbures vertébrales alternativement convexes et concaves en avant (plus une courbure sacro-coccygienne), dont la concavité est mise en évidence par la différence entre les hauteurs antérieure et postérieure des corps vertébraux et surtout par la forme et les dimensions des disques intervertébraux.

En raison de la situation du trou occipital sous le neurocrâne permettant l'équilibre de la tête au-dessus de la colonne vertébrale, le rôle de soutien des muscles nucaux est considérablement réduit dans l'espèce humaine. De ce fait, les apophyses épineuses des vertèbres cervicales qui donnent attache à ces muscles vont être particulièrement courtes par rapport à celles des Anthropoïdes. Le redressement corporel fait supporter aux vertèbres lombaires un poids relativement important. Leur rôle de soutien dans l'équilibre orthograde sera donc prépondérant, ce qui explique, d'une part, que cette portion du rachis s'enrichit d'une vertèbre (5 lombaires chez l'Homme et le gibbon au lieu de 4 chez les Ponginae) et, d'autre part, qu'il existe une courbure rachidienne plus marquée à ce niveau (cambrure pouvant être exagérée dans les cas de lordose), accentuant le relief de la région fessière et augmentant de volume de la 1[re] à la 5[e] vertèbre lombaire.

Nous avons écrit précédemment que le redressement corporel, même lorsqu'il est incomplet comme chez les Anthropomorphes, a fait disparaître la queue. Il s'agit là d'une structure secondairement acquise puisqu'une ébauche de queue existe chez l'embryon humain et qu'un appendice caudal formé d'éléments squelettiques peut se conserver très exceptionnellement chez l'adulte. C'est là un des nombreux signes d'atavisme de l'espèce humaine qui témoignent de sa structure fondamentalement catarhinienne.

La céphalisation

La céphalisation est l'ensemble des acquisitions anatomiques, mécaniques et neurologiques du crâne humain aboutissant à la prédominance du crâne cérébral (siège de la pensée, des perceptions et de la motricité volontaire) sur le crâne facial (siège des organes sensoriels de la tête). Ce processus, qui est déjà ébauché chez les Primates inférieurs, s'accentue des Prosimiens aux singes pour atteindre son plein épanouissement chez les Hominidae.

Les variations normales (900-2 000 cm^3) de la capacité crânienne de l'Homme (en moyenne, 1 450 chez l'homme et 1 300 cm^3 chez la femme) surpassent toujours les valeurs les plus élevées des Anthropoïdes (650-700 cm^3).

L'augmentation du volume de la boîte crânienne s'accompagne de celle du cerveau, dont le poid moyen est respectivement de 1 350 et 1 220 g chez l'homme et la femme; il atteint sa valeur définitive un peu avant la puberté (12-15 ans). Le poids cérébral le plus bas autorisant des possibilités mentales normales est de 975 cm^3 : au-dessous de cette valeur, le sujet est dit microcéphale. Le poids moyen de l'encéphale humain est le plus élevé de tous les Mammifères : il est égal à trois fois celui des plus grands Anthropoïdes. Le développement du cerveau résulte, ainsi que nous l'avons déjà écrit, de l'hyperdéveloppement de sa surface corticale (néopallium), de la multiplication du nombre des neurones et des sillons secondaires (gyrencéphalie), bien que la topographie générale des sillons et des scissures soit la même que celle des Pongidae. L'accroissement du lobe frontal, considéré par certains auteurs comme le siège de l'intelligence et de la réflexion, est un fait particulier au cerveau humain allant de pair avec la réduction proportionnelle des lobes pariétaux et temporaux. Le lobe frontal représente 43 % de la surface totale du cerveau, alors qu'il n'est que de 32 % chez les grands singes.

Une autre particularité du cerveau humain réside dans l'hyperdéveloppement de la 3[e] circonvolution frontale et notamment de son pied (cap de Broca), qui obture complètement le lobe de l'insula, dont l'operculisation demeure incomplète chez les grands singes adultes et chez le fœtus humain.

Corrélativement aux transformations de la cavité cérébrale, le massif facial est relativement peu volumineux et prend place au-dessous de la boîte crânienne en raison de la régression de l'appareil masticateur (dents, musculature temporale et superstructures des os de la voûte) et, par conséquent, des maxillaires. Les arcades dentaires offrent un contour caractéristique parabolique ou elliptique (largeur optimale au niveau de M2 ou M3) s'opposant à la forme en U (arcades upsiloïdes) des grands singes.

On considère généralement que la saillie du menton et la saillie du nez, toutes deux propres à l'espèce humaine, sont les vestiges d'une face ancestrale proéminente qui a subi une régression dans la série évolutive des Hominidae.

La réduction de l'appareil masticateur chez l'Homme porte sur un certain nombre de points que l'on peut résumer de la façon suivante :

— la diminution de volume de toutes les dents, notamment des canines, dont la hauteur des couronnes ne dépasse jamais le niveau des autres dents : cette régularité de la surface occlusale rend possibles les mouvements de diduction et de glissement des arcades ;

— l'absence de dimorphisme sexuel dans les dimensions dentaires et dans la saillie des canines ;

— la tendance à la réduction de la 3ᵉ molaire et des incisives latérales supérieures, qui peuvent même manquer dans certains cas ;

— la tendance à la simplification des dessins de la face occlusale des molaires inférieures : la disposition dryopithécienne primitive (sillons dessinant entre les cuspides un tracé en Y) est le plus généralement remplacée par la disposition cruciforme (+) ;

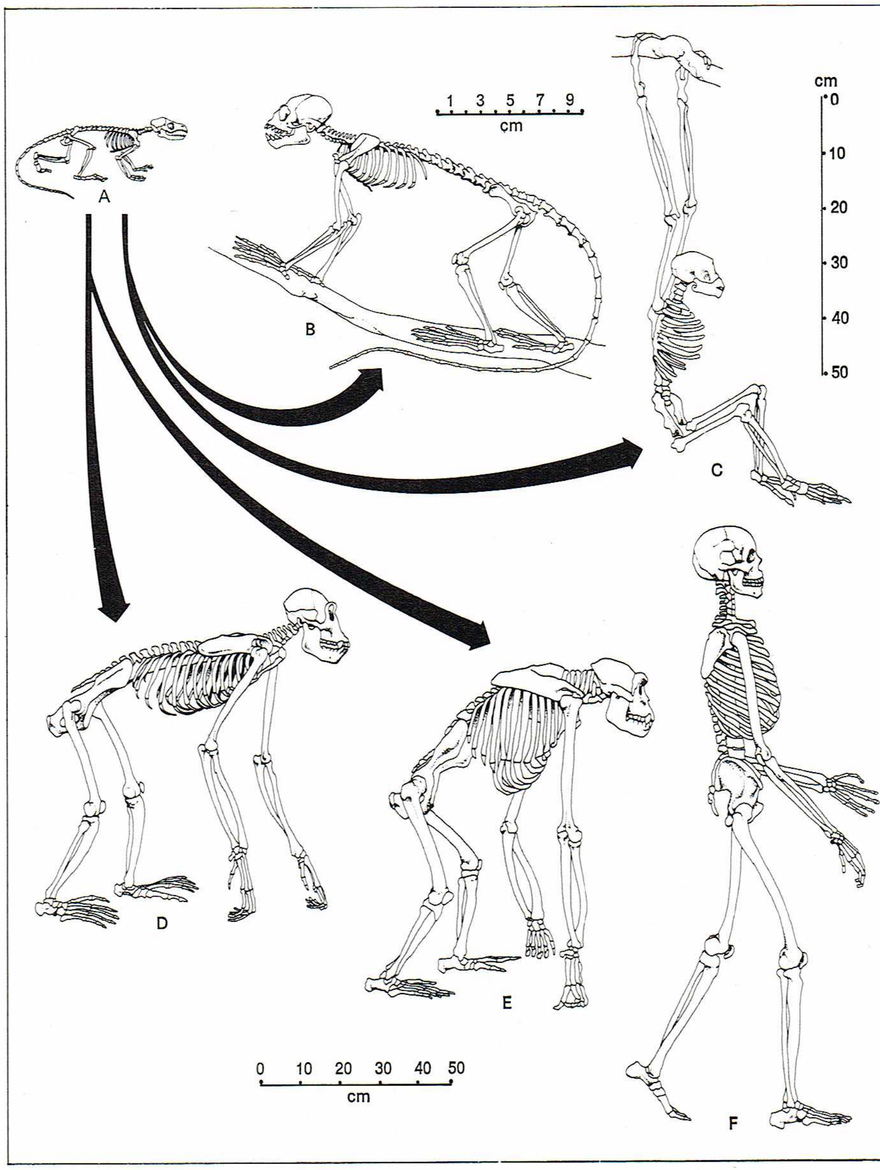
— la tendance à la simplification et à la fusion des racines (deux racines aux molaires inférieures et fusion des racines en une seule sur la 3ᵉ molaire) ;

— enfin, l'augmentation de la durée d'éruption, principalement en ce qui concerne la dent de sagesse, correspondant à une régression secondaire en rapport avec la diminution de volume de la face.

Le redressement du corps humain a pour effet de libérer la tête au-dessus du tronc, dont elle est séparée par un cou d'autant mieux dégagé que la réduction de sa masse musculaire est particulièrement remarquable en comparaison de celle des singes Anthropoïdes. L'équilibre de la tête au-dessus de la colonne vertébrale rend parfaitement inutile la fonction sustentatrice des muscles nucaux (et par cela même de la crête occipitale et des apophyses épineuses cervicales des grands singes), qui régressent et n'exercent plus qu'un rôle moteur dans les mouvements de flexion-extension de la tête. Les mouvements de rotation qui contribuent à la grande mobilité de la tête humaine sont assurés par les muscles sternocléidomastoïdiens, qui sont en revanche très développés, ce qui favorise la formation des apophyses mastoïdes sur lesquelles ils s'insèrent. C'est pourquoi la saillie mastoïdienne est une formation osseuse considérée comme particulière au crâne humain.

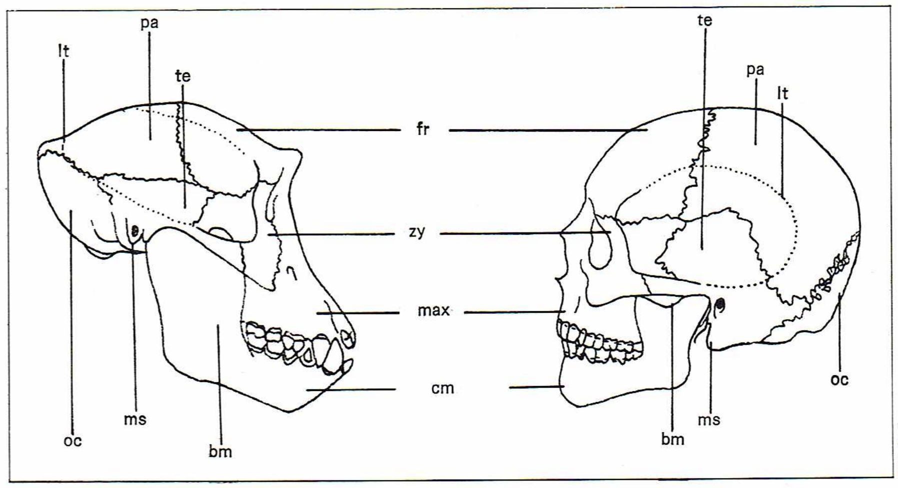
Chez l'Homme le dégagement de l'arrière-crâne de la masse musculaire, qui soutenait nécessairement la tête des Pongidae, est l'une des causes évidentes de l'élévation de notre écaille occipitale au-dessus de la ligne nucale supérieure (région sus-iniaque de l'occipital) et de la formation de la nuque de l'Homme, qui contribuent l'une et l'autre au développement de la voûte crânienne et à l'augmentation de la capacité crânienne. Cette libération musculaire s'exerce également au profit des parois latérales du crâne (os pariétal et temporal) ainsi qu'aux dépens des muscles temporaux, lesquels, en raison de la réduction de l'appareil masticateur, s'insèrent moins haut que chez les grands singes. La crête sagittale n'a donc plus aucune raison d'exister, la limite supérieure de l'empreinte des muscles temporaux étant soulignée par deux lignes temporales qui demeurent à une distance respectable l'une de l'autre.

Ainsi, la plus grande partie de la voûte crânienne de l'Homme est libre de toute contrainte mécanique directement liée à deux fonctions anatomique et physiologique primordiales : la position d'équilibre de la tête (attitude bipède) et la régression du système masticateur (réduction de la face). Les os de la voûte deviennent capables, sans entraver en aucune façon l'une ou l'autre de ces fonctions, de se modeler directement sur la forme du cerveau.



▲ *Les différents types de posture et de locomotion chez les Primates : A,* Tupaia, *type primitif quadrupède ; B,* Saguinus, *adaptation arboricole ; C,* Hylobates, *spécialisation arboricole (suspension brachiale) ; D,* Macaca, *adaptation terrestre, type marcheur quadrupède ; E,* Pan, *adaptation semi-terrestre ; F,* Homo, *adaptation terrestre, type bipède.*

▼ *Représentation schématique montrant les différences et les correspondances entre les os du crâne chez le chimpanzé (à gauche) et chez l'Homme (à droite) : fr, frontal ; zy, zygomatique ou malaire ; max, maxillaire supérieur ; cm, mandibule (corps) ; te, temporal ; pa, pariétal ; lt, ligne temporale ; oc, occipital ; ms, mastoïde ; bm, mandibule (branche montante).*



▶ *Crâne humain vu par-dessous, la mandibule ayant été ôtée afin de mettre en évidence la position du trou occipital; chez l'Homme, ce trou est situé très en avant, en liaison avec le redressement de la colonne vertébrale : ces deux caractères sont indispensables à la posture bipède.*

On accorde généralement (Delattre et Fenart) à l'hyper-développement de la voûte crânienne de l'Homme (os de membrane) le rôle prédominant des segments moyens (temporal et pariétal) et postérieurs (occipital). Alors que l'écaille frontale (segment antérieur) conserve des dimensions absolues voisines de celles des grands singes et qu'elle est souvent même encore moins étalée vers l'arrière que chez certains Primates *(Cebus)*, elle se redresse et tend à surplomber verticalement la face en donnant naissance au front; en même temps, elle s'écarte du temporal, favorisant de ce fait l'apparition du ptérion de type sphéno-pariétal, alors que le contact fronto-temporal n'est assuré que dans 2 à 4 % des cas. Le neurocrâne humain se caractérise, en outre, par une écaille temporale étalée en avant et en arrière qui tend à s'élever chez *Homo sapiens*, dont le crâne est le plus globuleux de la série des Hominidae. Enfin, l'écaille occipitale est une acquisition typiquement humaine, en rapport étroit avec la station verticale. Elle résulte, en premier lieu, de la migration de l'os vers le bas consécutivement au redressement corporel, à l'avancée du trou occipital, à la bascule concomitante de l'arrière-crâne et à la flexion basicrânienne. D'autre part, la formation de l'écaille occipitale humaine s'accompagne de son extension au-dessus de la ligne nucale supérieure, par suite de la disparition de la crête occipitale et de la réduction musculaire résultant de l'acquisition de l'équilibre statique de la tête au-dessus de l'axe rachidien.

La manière dont se développe le neurocrâne humain a fait l'objet de très nombreuses recherches. Celles-ci s'accordent toutes à reconnaître un fait général : le rapport volumétrique entre la face et le crâne cérébral conserve chez l'Homme adulte une certaine structure juvénile, normalement présente chez les Pongidae jeunes, mais qui disparaît chez ces derniers au cours de la croissance. On attribue volontiers cette « fœtalisation » du crâne humain à la lenteur extrême de notre développement ontogénique (embryon, fœtus et croissance postnatale), lequel se manifeste également par la soudure tardive des os de la voûte, qui demeure même souvent incomplète, laissant ainsi libre cours au développement cérébral.

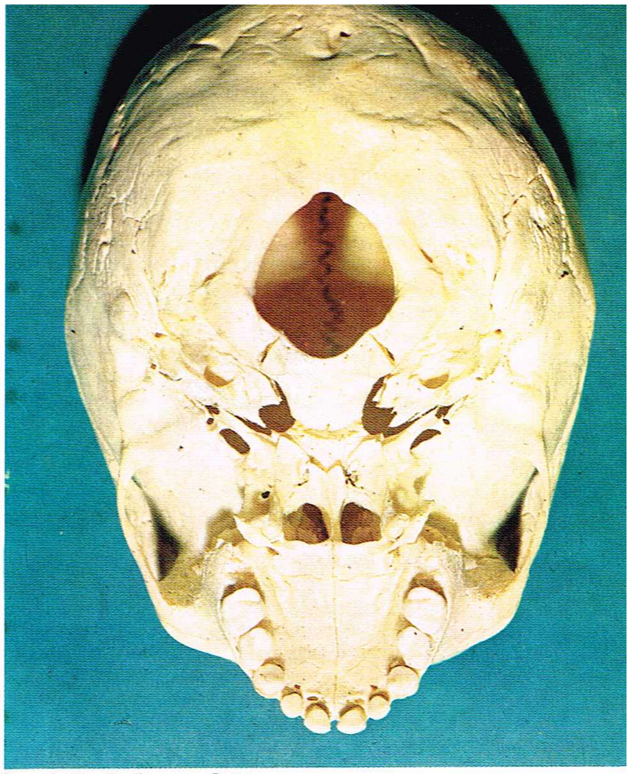
L'augmentation du volume des hémisphères cérébraux et de la capacité crânienne, le développement considérable du neurocrâne (en volume absolu et comparativement à celui du massif facial), enfin, la flexion basicrânienne et l'acquisition de la station verticale représentent donc tout un ensemble de conditions anatomo-fonctionnelles indispensables à la réalisation du genre humain.

Si la bipédie et la céphalisation constituent les deux aspects essentiels de l'hominisation, il est difficile de déterminer laquelle de ces deux fonctions a précédé l'apparition de l'autre au cours de la genèse paléontologique des Hominidae. Il n'est pas question d'entrer ici dans un débat qui ne saurait, de toute façon, trouver ni une réponse absolue ni la preuve péremptoire de telle ou telle proposition. Il est admis, à la lumière des données paléontologiques concernant l'évolution humaine, que le redressement corporel, la libération de la main et le dégagement de la tête au-dessus du tronc ont favorisé le développement du cerveau. Il est non moins certain, lorsque l'on considère les diverses phases du développement ontogénique de l'individu au cours de sa vie fœtale et des premiers stades de son développement postnatal, que, réciproquement, le crâne membraneux s'est moulé directement sur son contenu, que le développement cérébral a précédé la station verticale, la marche orthograde, l'apparition des courbures rachidiennes et la formation de la voûte plantaire.

Existe-t-il véritablement une priorité de l'une des deux tendances sur l'autre? C'est là un des problèmes les plus controversés de l'anthropologie. Voici quelques exemples du bien-fondé de chacune des thèses en présence.

— *La bipédie précède le développement du cerveau.*

La plupart des acquisitions « humaines » de la tête (position du trou occipital sous la boîte crânienne, développement et bascule de l'arrière-crâne, réduction de la face et du système dentaire libérant le crâne cérébral de son étau musculaire) sont directement liées à l'adaptation de la colonne vertébrale, au redressement corporel et à l'attitude verticale : la verticalisation du rachis a entraîné la migration du trou occipital vers l'avant en favorisant la bascule occipitale et la coudure de la base du crâne. De ce fait, le crâne humain va se mettre en place grâce à l'action libératrice de la colonne vertébrale. Ainsi, la forme du crâne conditionne la forme du cerveau, ce qui est tout à fait évident dans les déformations crâniennes intentionnelles. La paléontologie des Primates, et plus spécialement des formes présumées appartenir à la lignée des Hominidae, montre que la tendance au redressement corporel serait déjà parfaitement reconnaissable chez des formes dont la capacité crânienne était encore très faible, dont la morphologie néopalléale n'avait pas encore atteint un grand degré de perfectionnement et chez lesquelles le rapport volumétrique entre le crâne cérébral et le crâne facial demeurait encore très proche de celui des Primates non humains (Oréopithèques, Australopithèques). Chez les premiers représentants du genre *Homo* (Archanthropiens), le crâne est encore peu volumineux, la face importante, et pourtant rien ne semble les différencier des Hommes modernes en ce qui concerne le redressement corporel et les caractères du squelette postcrânien.



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

— *La forme du cerveau détermine la forme du crâne. La station verticale est postérieure au développement encéphalique.*

La céphalisation, dont on peut suivre le processus dans les diverses familles de Primates depuis les Prosimiens jusqu'aux singes supérieurs, atteint dans certains cas un stade particulièrement poussé (saïmiris, singes Anthropoïdes), indépendamment de la posture érigée. Ce fait est particulièrement évident chez les formes jeunes. La céphalisation est très marquée chez les Primates au moment de la naissance et avant que se différencient les diverses spécialisations anatomo-fonctionnelles liées à la marche et au redressement du corps. Il en est de même chez le fœtus et le nouveau-né humains, dont le neurocrâne atteint, proportionnellement à l'ensemble du corps et à la face, un volume considérable qui subsistera chez l'adulte humain, alors qu'il s'estompera chez les singes au cours de la croissance sous l'effet du développement de la denture et de la face. On peut donc considérer que le crâne humain conserve, dans ses proportions relatives à celles de la face, un certain état infantile de Primate. Chez l'enfant, le caractère humain du crâne paraît donc exagéré, bien que les principales dispositions relatives à l'érection du corps (courbures rachidiennes, bascule occipitale, voûte plantaire...) ne soient pas encore présentes. Les os du crâne sont à ce stade extrêmement malléables et se mouleront sur l'encéphale. Un arrêt précoce du développement du cerveau avec les conséquences que cela entraîne (idiotie, troubles fonctionnels) s'accompagne de microcéphalie.

Autres caractères des Hominidae

Bien que la musculature des Hominidae offre de nombreux points communs avec celle des Pongidae (ce qui confirme une fois de plus l'origine commune des deux familles), elle présente certains traits spécifiques en rapport avec le redressement corporel total et la spécialisation

des mouvements de la mimique, corollaire de la céphalisation.

La station debout fait intervenir le développement de la masse sacro-lombaire et des muscles du périnée (résistance à la pression verticale des viscères abdominaux), l'hyperdéveloppement du grand fessier, l'apparition du péronier antérieur, l'involution du fessier antérieur, du petit psoas et de l'extenseur du 5e orteil, ainsi que le raccourcissement du grand droit de l'abdomen.

Les muscles de la mimique sont fort bien différenciés (lèvres, régions zygomatique, orbitaire et mentonnière) et permettent la motricité liée à la parole, alors que le peaucier du cou et le muscle épicrânien sont notablement réduits.

L'oreille se caractérise par l'extension et l'enroulement de l'hélix.

Les organes génitaux externes humains conservent plusieurs dispositions « infantiles » présentes chez les fœtus simiens. On peut citer, par exemple, la persistance du frein préputial du pénis chez l'Homme adulte qui n'existe que chez les fœtus de singes et les animaux castrés. Les grandes lèvres de la femme adulte sont les vestiges du repli génital externe des fœtus des singes, absent chez les femelles adultes. L'hymen représente le reste des formations épithélio-conjonctives fermant le vagin embryonnaire. Cette membrane a normalement disparu chez les Mammifères au cours du développement, alors qu'elle subsiste chez la jeune fille. Elle est détruite lors du coït. Le redressement corporel a fait disparaître l'os pénien et tend à placer la vulve en position antérieure comparativement à celle des Anthropoïdes. Ainsi, la copulation peut se pratiquer chez l'Homme en position *ab anteriori*, alors que seule la position *ab posteriori* est possible chez les Primates, exception faite pour le gibbon, qui est le plus bipède des Anthropoïdes.

Bien que la pilosité fœtale humaine (lanugo ou duvet fœtal) soit encore très dense, le système pileux humain subit une nette régression par rapport à celui des Anthropoïdes, dont il se distingue par quelques particularités :

— la pilosité corporelle est réduite aux régions axillaire, pubienne, péri-anale et surtout céphalique, la densité des cheveux étant supérieure à celle des grands singes ;

— elle est contrôlée par la nature hormonale, la présence d'hormone mâle favorisant le développement pileux du corps, des membres et de la face (barbe, moustache) ;

— enfin, les poils tactiles (vibrisses) ont entièrement disparu.

Le caryotype

Les caractères qui définissent les genres et les espèces (caractères héréditaires) sont transmis de génération en génération selon des lois bien précises, indépendamment des conditions d'environnement capables de faire apparaître des particularités directement liées au milieu (caractères acquis), ces dernières ne marquant la descendance que si celle-ci est soumise aux mêmes conditions écologiques que la génération parentale.

Les caractères héréditaires sont des caractères spécifiques qui assurent la fixité de l'espèce au cours de son évolution biologique : tous les êtres vivants et, en particulier, les animaux appartenant au même genre et à la même espèce offrent un certain nombre de caractères communs, présents chez les parents et chez leurs descendants, qui permettent de les distinguer des autres genres et des autres espèces du groupe.

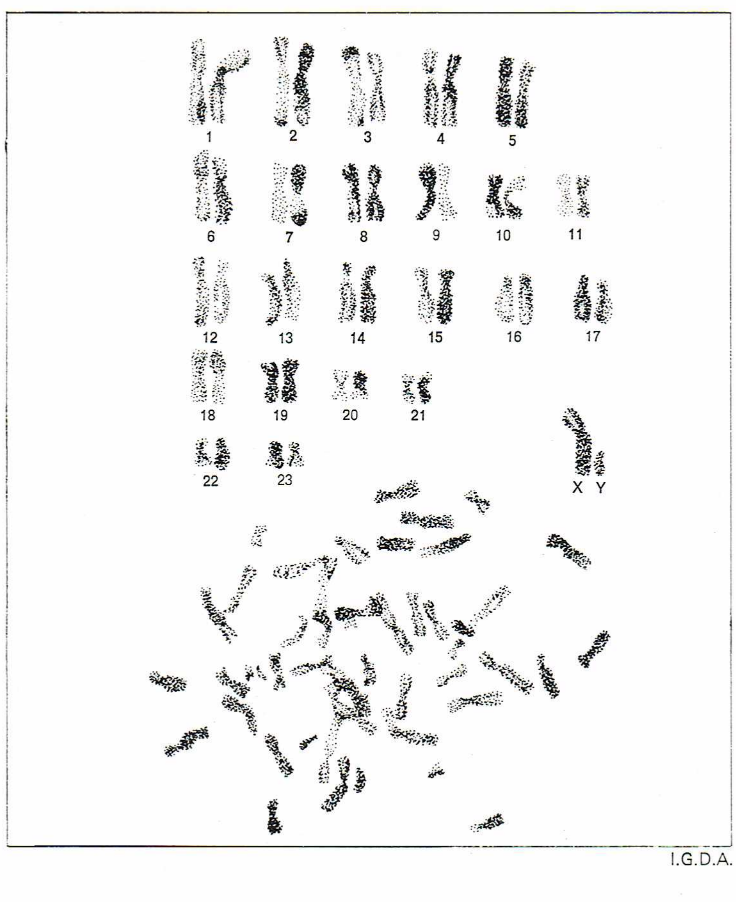
Les caractères qui définissent l'individu d'une espèce donnée (phénotype) sont inscrits au sein du noyau cellulaire lui-même (génotype) et sont portés par des particules (gènes) fixées sur les chromosomes.

Chacune des cellules constituant les divers tissus du corps d'un individu possède normalement $2n$ chromosomes (cellule diploïde), sauf les cellules sexuelles (gamètes), qui ont subi la réduction chromatique (méiose) et comportent n chromosomes (cellules haploïdes). La diploïdie sera rétablie lors de la fusion des gamètes (fécondation), de telle sorte que l'œuf ainsi formé sera porteur du même nombre de chromosomes que ses parents. Chaque espèce et chaque genre issus d'une même lignée sont porteurs d'un même nombre de chromosomes (caryotype) comprenant n chromosomes somatiques (autosomes) plus 2 chromosomes sexuels. Dans chaque cellule diploïde, les autosomes se distinguent les uns des autres par leur taille et par la position du centromère (granule chromatique réunissant les deux chromatides, c'est-à-dire les deux composants maternel et paternel du chromosome), lequel peut se trouver à une extrémité du chromosome (chromosomes acrocentriques) ou vers son milieu (chromosomes métacentriques).

L'Homme se distingue des Anthropoïdes par un caryotype différent concernant le nombre total de chromosomes, la répartition de leur taille et les nombres respectifs d'auto-

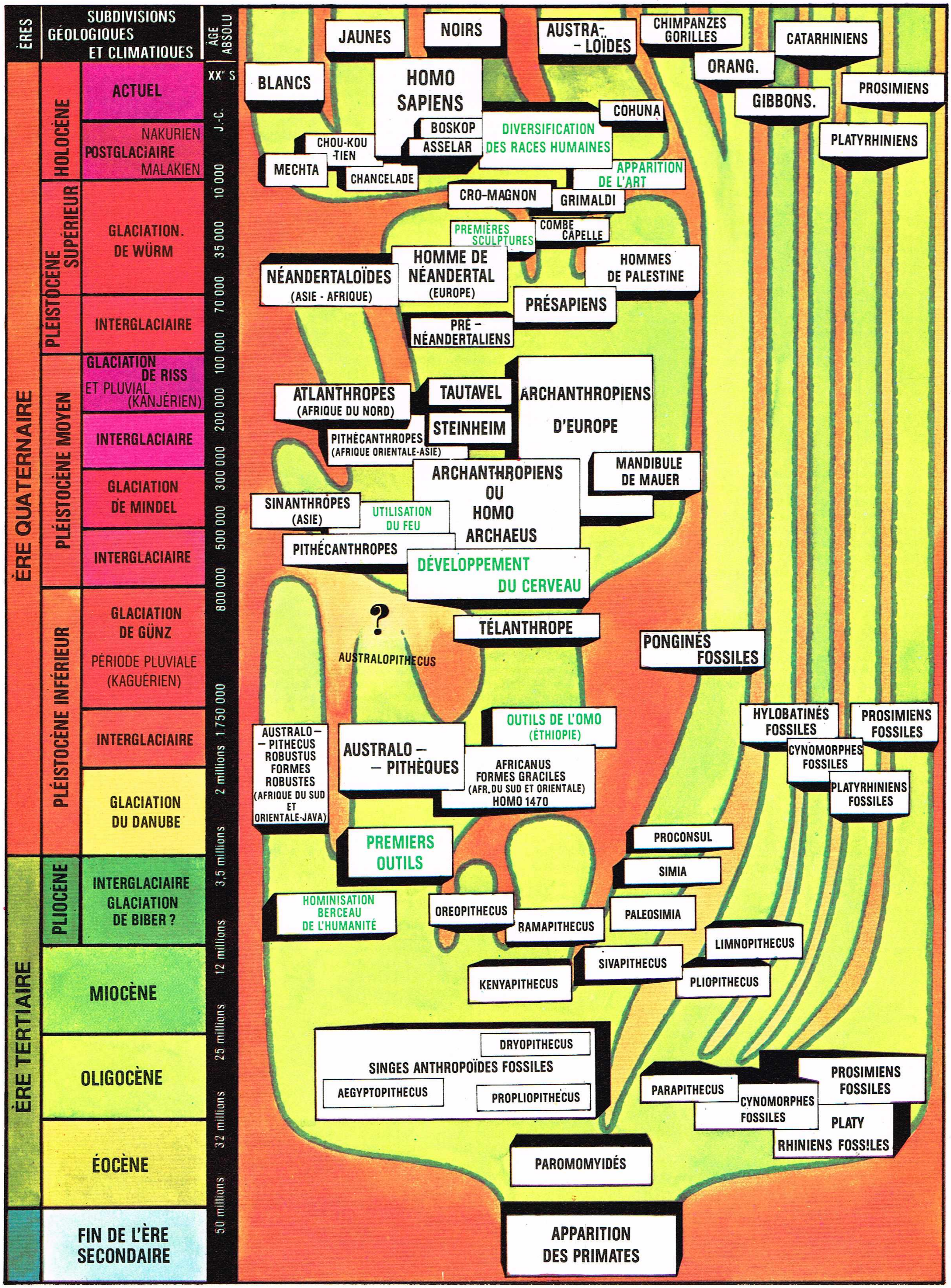


I.G.D.A.



I.G.D.A.

▼ *Des caryotypes différents distinguent l'Homme des Anthropoïdes : à gauche, caryotype de l'Homme (46 chromosomes au total) ; à droite, caryotype de* **Gorilla gorilla**, *le gorille (48 chromosomes).*


ÈRES
SUBDIVISIONS GÉOLOGIQUES ET CLIMATIQUES
ÂGE ABSOLU
ÈRE QUATERNAIRE
ÈRE TERTIAIRE
HOLOCÈNE
PLÉISTOCÈNE SUPÉRIEUR
PLÉISTOCÈNE MOYEN
PLÉISTOCÈNE INFÉRIEUR
PLIOCÈNE
ACTUEL
NAKURIEN
POSTGLACIAIRE
MALAKIEN
GLACIATION. DE WÜRM
INTERGLACIAIRE
GLACIATION DE RISS ET PLUVIAL (KANJÉRIEN)
INTERGLACIAIRE
GLACIATION DE MINDEL
INTERGLACIAIRE
GLACIATION DE GÜNZ
PÉRIODE PLUVIALE (KAGUÉRIEN)
INTERGLACIAIRE
GLACIATION DU DANUBE
INTERGLACIAIRE GLACIATION DE BIBER ?
MIOCÈNE
OLIGOCÈNE
ÉOCÈNE
FIN DE L'ÈRE SECONDAIRE
XXe S
J.-C.
10 000
35 000
70 000
100 000
200 000
300 000
500 000
800 000
1 750 000
2 millions
3,5 millions
12 millions
25 millions
32 millions
50 millions
JAUNES
NOIRS
AUSTRA- - LOÏDES
CHIMPANZES GORILLES
CATARHINIENS
ORANG.
PROSIMIENS
GIBBONS.
PLATYRHINIENS
BLANCS
HOMO SAPIENS
COHUNA
BOSKOP
ASSELAR
DIVERSIFICATION DES RACES HUMAINES
CHOU-KOU -TIEN
MECHTA
CHANCELADE
APPARITION DE L'ART
CRO-MAGNON
GRIMALDI
PREMIÈRES SCULPTURES
COMBE CAPELLE
NÉANDERTALOÏDES (ASIE - AFRIQUE)
HOMME DE NÉANDERTAL (EUROPE)
HOMMES DE PALESTINE
PRÉSAPIENS
PRÉ - NÉANDERTALIENS
ATLANTHROPES (AFRIQUE DU NORD)
TAUTAVEL
ARCHANTHROPIENS D'EUROPE
STEINHEIM
PITHÉCANTHROPES (AFRIQUE ORIENTALE-ASIE)
MANDIBULE DE MAUER
ARCHANTHROPIENS OU HOMO ARCHAEUS
SINANTHROPES (ASIE)
UTILISATION DU FEU
PITHÉCANTHROPES
DÉVELOPPEMENT DU CERVEAU
?
AUSTRALOPITHECUS
TÉLANTHROPE
PONGINÉS FOSSILES
OUTILS DE L'OMO (ÉTHIOPIE)
HYLOBATINÉS FOSSILES
PROSIMIENS FOSSILES
CYNOMORPHES FOSSILES
PLATYRHINIENS FOSSILES
AUSTRALO- - PITHECUS ROBUSTUS FORMES ROBUSTES (AFRIQUE DU SUD ET ORIENTALE-JAVA)
AUSTRALO- - PITHÈQUES
AFRICANUS FORMES GRACILES (AFR. DU SUD ET ORIENTALE) HOMO 1470
PREMIERS OUTILS
PROCONSUL
SIMIA
HOMINISATION BERCEAU DE L'HUMANITÉ
OREOPITHECUS
RAMAPITHECUS
PALEOSIMIA
LIMNOPITHECUS
SIVAPITHECUS
KENYAPITHECUS
PLIOPITHECUS
DRYOPITHECUS
SINGES ANTHROPOÏDES FOSSILES
AEGYPTOPITHECUS
PROPLIOPITHECUS
PARAPITHECUS
PROSIMIENS FOSSILES
CYNOMORPHES FOSSILES
PLATY RHINIENS FOSSILES
PAROMOMYIDÉS
APPARITION DES PRIMATES

somes acrocentriques et métacentriques (voir tableau ci-dessous). Les cellules diploïdes de l'Homme contiennent 46 chromosomes (44 autosomes + 2 chromosomes sexuels), alors que ce nombre est de 48 (46 + 2) chez les Ponginae (chimpanzé, gorille et orang) et de 44 (42 + 2) chez les Hylobatinae (gibbon).

		autosomes			
	caryotype	métacentriques		acrocentriques	
		grands	petits	grands	petits
Homo	46	24	10	6	4
Pan	48	24	10	8	4
Gorilla	48	24	6	12	4
Pongo	48	22	6	16	2
Hylobates	44	24	18		

Ce tableau confirme l'existence des plus grandes affinités entre les Pongidae africains et l'Homme, alors que le gibbon s'en écarte nettement pour se rapprocher davantage des autres Catarhiniens.

L'étude du caryotype des différentes formes actuelles de Primates apporte donc une indication de toute première importance sur leurs radiations évolutives. Ainsi que nous avons pu le constater pour l'ensemble des caractères anatomiques, physiologiques et sérologiques, c'est encore le chimpanzé qui semble être le Ponginae le plus proche de l'Homme. Le gorille et surtout l'orang ont subi une différenciation plus marquée et probablement plus précoce qui les a spécialisés plus tôt, ce qui peut expliquer dans une certaine mesure leur plus lointaine divergence.

L'évolution humaine

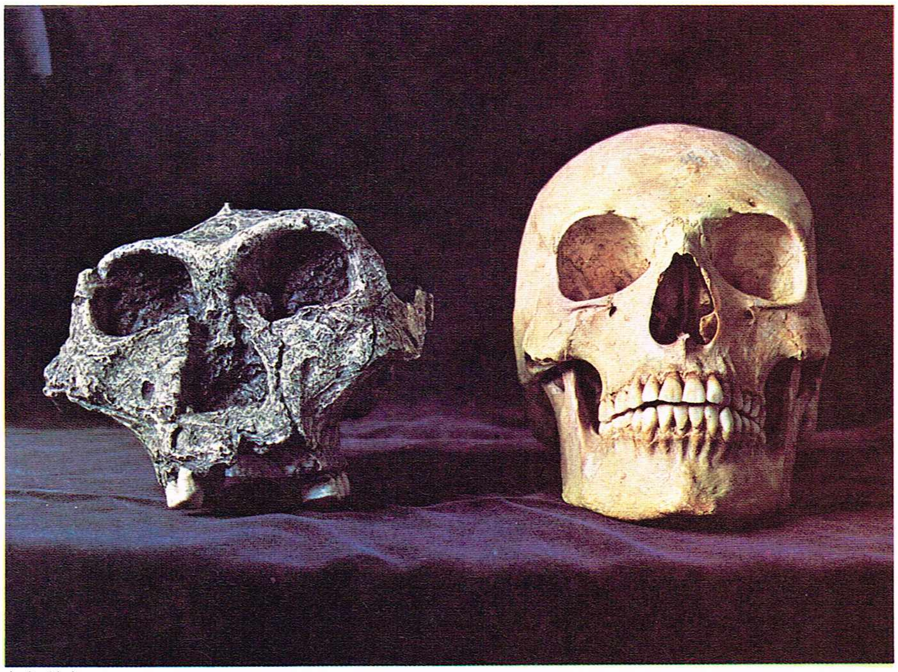
La genèse paléontologique de l'Homme obéit aux lois générales de l'évolution et se déroule dans un sens défini, comme si le phénomène s'était irrémédiablement orienté dès son début dans une voie parfaitement déterminée, conduisant ainsi le phylum vers l'espèce actuelle, *Homo sapiens*.

Les phénomènes évolutifs peuvent s'effectuer par l'acquisition ou le perfectionnement de certains organes destinés à satisfaire une fonction indispensable à la survie de l'espèce (phénomènes *progressifs*) ou, au contraire, par la disparition ou la simplification d'autres organes en raison de leur inutilité ou de leur rôle inadéquat (phénomènes *régressifs*). Ce type d'évolution caractérise l'ensemble du règne animal et porte le nom d'*orthogenèse*.

L'évolution orthogénétique des phylums conduit à la spécialisation progressive plus ou moins poussée d'organes dont la fonction adaptative ou sélective peut revêtir une valeur très inégale, et parfois même semble ne répondre à aucune fonction bien définie (Deperet). C'est, par exemple, le cas de la réduction du 5e orteil chez les Hominidae, du développement excessif des sinus frontaux et maxillaires chez les Hommes de Néandertal ou de la disparition de la membrane hyménale chez les Anthropoïdes.

L'orthogenèse régressive est irréversible, c'est-à-dire qu'un organe ayant disparu au cours de l'évolution d'un groupe ne peut réapparaître chez une forme plus récente issue du groupe primitif (Dollo).

Les formes les moins spécialisées d'un phylum sont les seules sur lesquelles puisse porter l'évolution. En raison de leur simplicité relative, qui leur confère une certaine « plasticité », elles font plus facilement l'objet de mutations phylogénétiques importantes que les formes dérivées, dont la spécialisation a fixé le potentiel évolutif d'un plus grand nombre de caractères. Cette loi, définie par Cope, porte le nom de *loi de non-spécialisation des espèces-souches de lignées*. Dans le cas des Hominidae, l'exemple le plus significatif est fourni par les Paléanthropiens qui précédèrent, avant la glaciation würmienne, l'apparition des Hommes de Néandertal et d'*Homo sapiens*. L'un et l'autre offrent à la fois des traits spécifiques et des traits communs qui témoignent en faveur d'une origine commune. Ces derniers traits ainsi que les caractères propres à chacun des deux groupes « spécialisés » sont présents chez les Paléanthropiens antewürmiens, qui sont par conséquent plus « généralisés » par rapport aux deux formes auxquelles ils ont donné naissance.



J.-L. Heim

▲ *A gauche, un crâne d'Australopithèque robuste* **(Zinjanthropus boisei,** *découvert à Oldoway) ; à droite, un crâne d'Homme moderne.*

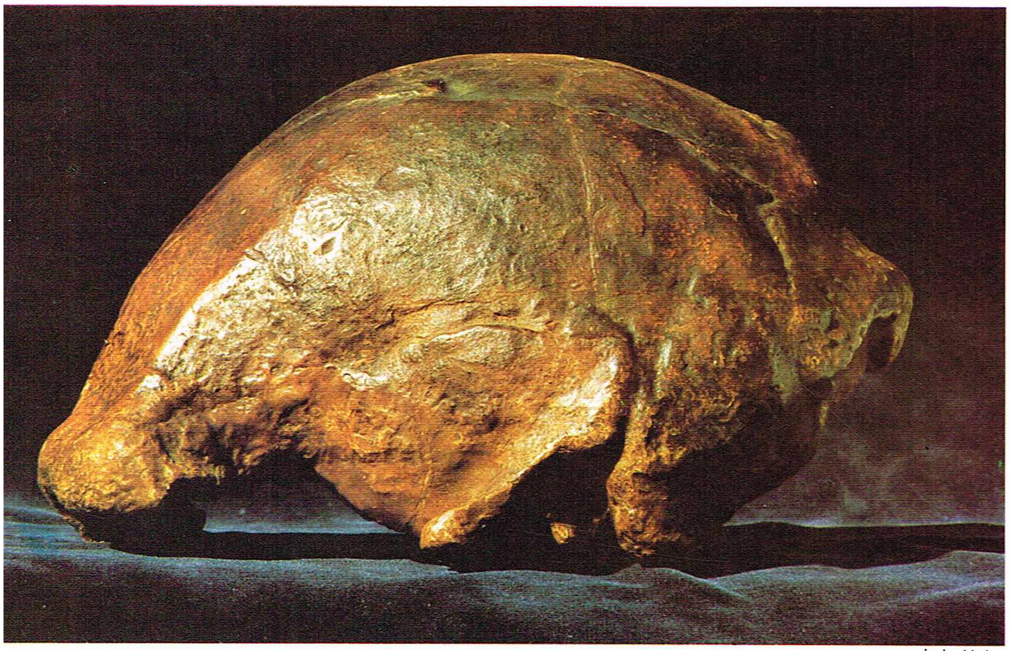
La loi de Deperet, selon laquelle l'évolution des rameaux phylétiques s'accompagne d'une augmentation de la taille des individus ou de l'augmentation du volume de certains organes, peut s'appliquer en partie à la lignée humaine. Si la stature n'a guère vraiment évolué depuis le Pithécanthrope jusqu'à l'Homme moderne (à l'exception toutefois des phénomènes de micro-évolution, suivant lesquels la stature est soumise à des fluctuations plus ou moins sensibles en relation avec divers facteurs), l'évolution du groupe des Primates se caractérise en revanche par l'augmentation de la taille depuis les formes du début du Tertiaire jusqu'aux Anthropoïdes actuels (gorille). Chez l'Homme, l'augmentation de la capacité crânienne et du volume de la tête a atteint sa valeur la plus élevée chez les Néandertaliens il y a 40 000 ans.

Tout comme l'individu, la vie d'une lignée passe d'abord par un *stade de jeunesse :* durant cette phase, les espèces, généralement de petite taille, offrent un grand nombre de traits généralisés susceptibles de se spécialiser dans les voies les plus diverses grâce à un potentiel évolutif considérable.

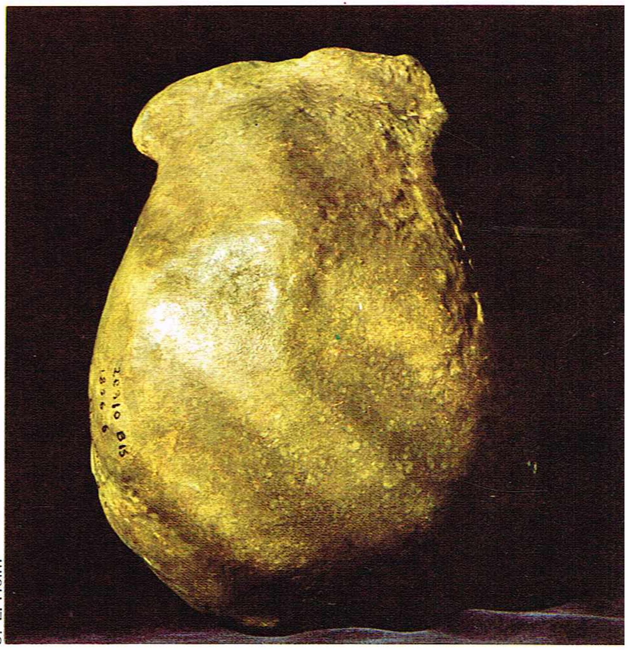
La *phase de maturité* du phylum correspond à son épanouissement : les espèces ou formes, encore peu spécialisées, sont le théâtre d'innombrables mutations et la source de radiations évolutives encore assez étendues.

Chaque lignée issue d'un tronc primitif s'engage ensuite dans sa *phase de sénescence* par une accélération des processus de spécialisation, qui conduira à plus ou moins brève échéance au déclin puis à l'extinction du groupe. Ainsi, l'Homme de Néandertal a probablement disparu à cause de son hyperspécialisation. Cependant, au facteur temporel, qui assure à l'évolution d'un rameau une condition nécessaire à l'acquisition des phénomènes progressifs ou régressifs par lesquels les transformations s'effectuent, s'ajoute un facteur géographique auquel Cuvier avait accordé une importance primordiale. En particulier, en ce qui concerne l'espèce humaine, qui ne se distingue pas sur ce plan des autres formes vivantes, l'isolement géographique favorise une certaine fixité du groupe en exerçant un effet ralentisseur sur les mécanismes évolutifs. C'est ainsi qu'entre les plus anciens Pithécanthropes de Java et les Hommes de Solo provenant du même gisement mais qui demeurent séparés des premiers par un intervalle de temps compris entre 1 million et 200 000 ans au moins, on retrouve une morphologie presque semblable excepté une capacité crânienne légèrement plus élevée chez les seconds, caractère qui témoigne toutefois de la poursuite du phénomène évolutif. L'Homme de Rhodésie, que l'on fait aujourd'hui remonter à 100 000 ans, illustre parfaitement la survivance du vieux stade pithécanthropien en Afrique méridionale sous l'effet de l'isolement ; il conserve

◀ *Page ci-contre, tableau de l'évolution humaine (d'après J.-L. Heim).*



J.-L. Heim



J.-L. Heim

▲ *A gauche, crâne de l'un des Hommes de Solo (Java), en vue latérale ; à droite, crâne du Pithécanthrope de Java, en vue supérieure.*

▼ *Portrait de Buffon (1707-1788) : les idées de ce dernier préfiguraient déjà un premier courant transformiste dont Lamarck devint le théoricien.*



F. Arborio Mella

et exagère même des caractères archaïques du crâne qui contrastent singulièrement avec la morphologie de ses contemporains d'Europe. Les caractères particuliers des Hommes de Cro-Magnon, qui peuplèrent l'Europe occidentale il y a 35 000 à 40 000 ans, se sont en partie conservés sur les squelettes des Guanches, qui habitaient encore les îles Canaries au moment de l'arrivée des Espagnols. Cette survivance est d'autant plus étonnante que les Hommes de Cro-Magnon étaient généralement considérés comme les plus anciens représentants de l'*Homo sapiens*. De telles reliques se rencontrent parfois chez les Hommes modernes. On a déjà fait mention de la persistance de l'hymen chez la femme adulte et de l'existence exceptionnelle d'un appendice caudal. On pourrait citer de nombreux exemples d'atavisme, tels que le tubercule de Darwin du pavillon de l'oreille, qui évoque, dans les cas où on le rencontre chez l'Homme, la disposition simienne, ainsi qu'un certain nombre de particularités et même d'anomalies dont la fréquence au sein d'une population est le reflet d'une forte endogamie consécutive à l'isolement.

A l'inverse, les migrations des espèces au-delà de leurs aires d'apparition semblent leur donner une sève nouvelle et favoriser l'accélération de leurs rythmes d'évolution. Il se crée de la sorte une multitude de petites mutations, donnant naissance à un véritable éclatement de variétés subspécifiques, source de nouvelles combinaisons de gènes. Ainsi se constituent plusieurs rameaux latéraux qui vont acquérir rapidement leur patrimoine génétique propre. C'est par un processus semblable qu'ont dû s'individualiser les races humaines fossiles et actuelles issues d'un stock *sapiens* primitif qui était alors trop peu spécialisé pour avoir atteint son plein épanouissement. Si l'isolement (géographique ou autre) intéresse à son tour l'un des rameaux ainsi formés, celui-ci va rapidement faire apparaître des caractères de spécialisation très poussée qui provoqueront son extinction. Tel fut le cas à la fin du siècle dernier des Tasmaniens et, plus près de nous, des Fuégiens. Les aborigènes d'Australie, les Khoisans du Kalahari (Boschimans et Hottentots), les Aïnous du Japon et les divers groupes paléo-sibériens, véritables reliques de races subfossiles, sont pour leur part désormais engagés dans la voie d'une disparition qui semble inéluctable.

Les théories de l'évolution humaine

L'historique des théories relatives à la genèse paléontologique de l'Homme montre une opposition constante entre un *courant traditionnaliste,* caractérisé par la fidélité aux conceptions anciennes sur la fixité de l'espèce humaine, et un *courant transformiste* reconnaissant une évolution du phylum des Hominidae à partir d'autres formes du règne animal. Une telle opposition exprime en réalité des tendances générales représentatives d'une époque donnée.

Depuis la plus haute antiquité, le concept de l'ancienneté de l'Homme demeurait toujours présent dans l'esprit des premiers savants et des philosophes avant de devenir l'objet de recherches scientifiques.

Le *monogénisme,* émanant directement des conceptions bibliques, faisait descendre toute l'humanité d'un seul ancêtre ; néanmoins, ce mythe devait parfois trouver quelque support matériel dans des restes fossilisés que l'on qualifiait alors d'« antédiluviens ». Le monogénisme devait trouver ses premières oppositions dans les idées de la Renaissance (Isaac de La Peyère, 1555). Les vives polémiques suivies du scandale déclenché par les « pré-Adamites » ne firent qu'annoncer le *polygénisme,* qui connut son apogée dans le courant *polyphylétique*.

Le XVIII[e] siècle apportait les premières bases scientifiques du *transformisme*. La classification du règne animal proposée par Linné (1707-1778) était couronnée par l'espèce humaine, elle-même subdivisée en plusieurs variétés qui témoignaient de ses nombreuses possibilités de variations micro-évolutives. Buffon, Leibniz, Maupertuis préfiguraient un premier courant transformiste, dont Lamarck (1744-1829) devint bientôt le théoricien. L'Homme, redevenu un animal pour les biologistes les plus avancés, allait à son tour entrer dans l'engrenage de l'évolution. Les transformations successives du règne animal sous-entendaient par conséquent celles de l'Homme lui-même et semblaient liées irrémédiablement à l'environnement et aux habitudes. L'adaptation héréditaire au milieu devenait la cause essentielle des variations intraspécifiques, sources des principales différences existant entre les types humains.

Toutefois, l'idée d'une influence possible de la sélection favorisant les individus les plus féconds et les mieux adaptés au milieu, et donc les plus susceptibles d'assurer le devenir de l'espèce aux dépens des moins aptes, allait susciter l'intérêt d'A. Wallace et surtout de Ch. Darwin, dont les écrits trouvèrent un écho favorable dans les découvertes d'Hommes fossiles, ou présumés tels, de la seconde moitié du XIX[e] siècle. Celles-ci illustraient parfaitement la parenté simienne de l'humanité qui découlait des thèses du naturaliste anglais. Cette parenté reculait même jusqu'à l'ère tertiaire avec E. Lartet (1845) et Desnoyers (1863).

Au début du XX[e] siècle, une nouvelle crise transformiste devait peu à peu s'imposer avec la reconnaissance des lois de la génétique. Alors que Galton, Bateson et Morgan faisaient réapparaître les travaux de G. Mendel, le *mutationnisme* s'imposait avec de Vries (1901) comme fournissant l'explication de l'une des principales modalités de l'évolution.

Cependant, les premiers balbutiements de la génétique issue des thèses mendéliennes s'opposèrent bien souvent

au transformisme; en effet, elles supposent avant tout l'invariabilité des caractères, qui conservent leur stabilité au cours des générations successives. Que les caractères passent inaperçus du fait de leur récessivité ou qu'ils soient identifiables du fait de leur dominance, ils resurgissent toujours identiques à eux-mêmes.

Le mutationnisme devait toutefois apporter une dimension nouvelle à l'hérédité; il mettait en évidence le jeu incessant des mutations ayant pour effet de transformer progressivement chaque espèce en une autre. Une telle conception dynamique de l'évolution devait contribuer à la renaissance du transformisme : elle s'accordait avec l'idée d'une pluralité originelle de l'humanité et supplantait le monophylétisme monogénique de Haeckel (1834-1919).

Le *polyphylétisme* en tant que doctrine scientifique s'épanouit entre 1910 et 1930. Il fait appel à la notion fondamentale de la pluralité phylogénique de l'espèce humaine : il suppose que chaque groupe racial, actuel ou fossile, dérive d'une souche propre dont l'évolution a donné naissance à un ou à plusieurs types d'Hominidae ainsi qu'à une forme définie de grand singe dont l'origine géographique est commune avec celle des groupes humains considérés. En conséquence, cette manière de considérer le schéma de l'origine humaine élimine toute possibilité de migrations de l'humanité fossile : chaque espèce, voire chaque race, est apparue à l'endroit même où elle existe actuellement ou, tout du moins, là où se situe son origine géographique présumée. Cela s'accorde avec une provenance ubiquiste de l'Homme. C'est essentiellement le rythme d'évolution, variant d'un groupe à l'autre, qui constitue la cause de scission de l'espèce mère en deux (ou plusieurs) sous-espèces, l'une parvenue rapidement et précocement à maturité, l'autre (ou les autres) ayant connu une élaboration plus lente permettant l'accès à un stade évolutif plus poussé. La théorie du polyphylétisme s'est exprimée à travers un certain nombre de conceptions, parmi lesquelles celles de Klaatsch (début du XXe siècle), d'Arldt (1915), de Rosa (1918) et de Montandon (1928) eurent un succès particulièrement retentissant.

Vers 1945, le polyphylétisme perdit la plupart de ses adeptes en raison des critiques justifiées de H.-V. Vallois et sous l'impulsion de la théorie synthétique, conception matérialiste fondée sur la génétique des populations et attribuant au taux et à la pression de mutations les causes les plus évidentes de l'évolution, aussi bien des Hommes fossiles que des races humaines actuelles. C'est ainsi que l'unité de l'espèce humaine devait supplanter sa pluralité.

Avec le *monophylétisme,* le choix des hommes de science s'orientait en faveur de la thèse de la différenciation à partir d'un seul phylum. Comme l'écrit J. Piveteau : « L'hominisation ne s'est faite qu'en un seul point du rameau des Hominidés... Elle constitue un événement unique dans l'histoire de la vie, et la diversité humaine ne s'est manifestée qu'après son achèvement. »

Cependant l'hypothèse d'un berceau unique de la lignée humaine *(monophylétisme monogénique)* accordait un rôle excessif au hasard, alors que l'examen et l'interprétation des documents paléontologiques faisaient plutôt ressortir l'action prédominante de mutations simultanées portant sur plusieurs espèces primitives et non sur une seule. En vérité, un phylum ne peut être défini qu'à travers un nombre suffisamment représentatif de spécimens; comme l'écrivait Teilhard de Chardin, « le premier Homme est et ne peut être qu'une foule ». C'est dans la voie du *monophylétisme polygénique,* dont le principe introduit la pluralité au sein de l'unité, que s'oriente actuellement le fil conducteur des recherches en paléontologie humaine.

Le polygénisme s'appuie sur l'hypothèse de la division relativement précoce du phylum des Hominidae à partir d'un groupe ancestral de Primates. Il comprend trois thèses, dont la dernière (celle de l'Anthropoïde bipède) semble le mieux correspondre aux données actuelles de la paléontologie humaine :

Théorie de l'Anthropoïde arboricole

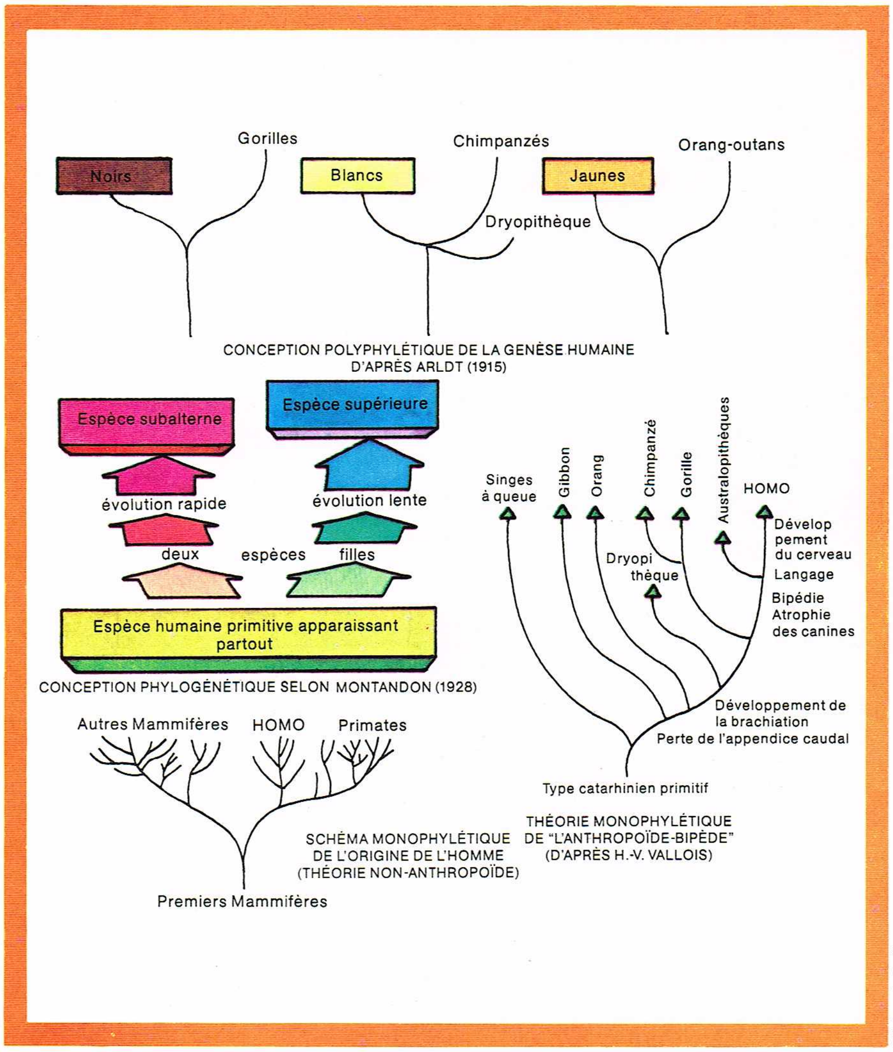
Aujourd'hui totalement abandonnée par les spécialistes, cette théorie ne subsiste plus que sous forme de la croyance erronée selon laquelle « l'Homme descend du singe ». Elle correspond à une interprétation abusive des thèses darwiniennes et ne trouve de justification ni dans les données de l'anatomie comparée ni dans celles de la paléontologie humaine. S'il est désormais reconnu que l'Homme et les grands singes dérivent d'une origine commune, il est parfaitement inconcevable de considérer que le premier provient de la transformation des seconds !

Théorie « non anthropoïde » de l'origine humaine

Selon cette conception, qui s'appuie sur quelques arguments plausibles, le rameau humain dériverait d'un Primate très peu spécialisé (un petit Catarhinien pour Strauss, un Platyrhinien pour Ameghino, un Tarsien pour Wood-Jones), voire même de l'un des tout premiers Mammifères vivant avant même la différenciation des Primates.

Théorie de l'Anthropoïde bipède

La grande majorité des anthropologistes s'accorde à reconnaître que les premiers représentants des Hominidae dérivent d'un Anthropoïde fossile généralisé ayant vécu sur le sol de l'Ancien Monde et ayant déjà acquis la bipédie ainsi qu'un certain degré de céphalisation par suite d'un processus orthogénétique et de mutations successives (H.-V. Vallois). Cette conception s'accorde parfaitement avec les données de la paléontologie et sert de référence aux recherches et aux interprétations actuellement en faveur chez les anthropologistes.



Richard Colin

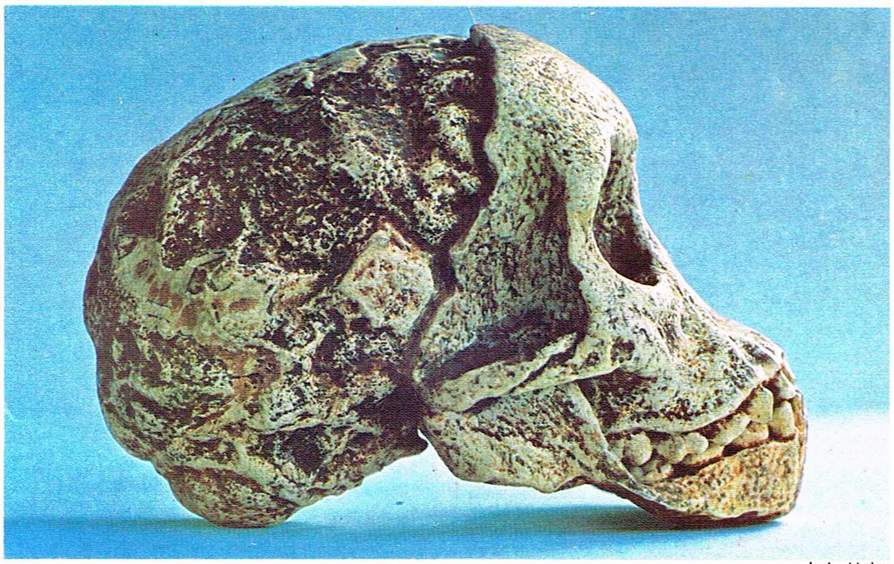
▲ ***Schémas de la phylogenèse humaine selon diverses théories.***

Les précurseurs des Hominidae

On ne connaît pour l'instant, parmi les Primates fossiles de l'Éocène au Pliocène, aucun genre qui puisse s'inscrire d'une façon certaine sur la lignée évolutive humaine. La grande majorité des restes actuellement mis au jour se situe sur des phylums conduisant aux diverses formes qui précédèrent la différenciation des Primates actuels, ou qui se sont acheminées vers des rameaux disparus. Toutes ces formes fossiles portent plus ou moins les marques d'une spécialisation témoignant de leur orientation dans une ou plusieurs voies différentes de celles des Hominidae, alors que les ancêtres supposés de ces derniers devraient à la fois porter des traits « généralisés » et



J.-L. Heim



J.-L. Heim

▲ *En haut, crâne du* **Proconsul africanus,** *du Miocène inférieur d'Afrique orientale, précurseur des singes Anthropoïdes actuels. En bas, l'enfant de Taung, premier Australopithèque découvert en 1924 en Afrique du Sud.*

▶ *Page ci-contre, en haut à gauche, tableau des Australopithèques et de leurs gisements.*

annoncer quelques signes évidents d'une tendance au redressement corporel, à la réduction dentaire et au développement du neurocrâne.

Les précurseurs des singes Anthropoïdes apparaissent dans l'Oligocène ; à partir de là, on assiste à leur évolution *cladogénétique* (évolution par buissonnement issue d'un tronc commun) débouchant sur des formes éteintes, probablement sans descendance *(Parapithecus),* ou s'orientant dans des phylums distincts dont certains sont parvenus jusqu'à l'époque actuelle. Les premiers Pongidae ont été reconnus dans l'Oligocène du Fayoum (Égypte). Si quelques genres, comme *Propliopithecus,* ne peuvent être rapprochés d'aucun genre actuellement défini, d'autres, en revanche, s'inscrivent par la spécialisation de certains caractères particuliers (denture, tendance marquée à la brachiation, caractères du squelette) dans la lignée des Hylobatinae *(Aeolopithecus),* que l'on peut suivre dès le Miocène moyen *(Pliopithecus, Limnopithecus).*

Les ancêtres des Ponginae sont également connus dès l'Oligocène supérieur du Fayoum par le genre *Aegyptopithecus,* dont le développement des canines, l'hétéromorphie des prémolaires, l'augmentation du volume des molaires de la première à la troisième, l'ébauche d'une plaque simienne, la forme upsiloïde de l'arcade dentaire et les proportions des membres corroborant l'adaptation à l'arboricolisme, sont autant de traits annonciateurs de la famille fossile des Dryopithecinae. Cette dernière comporte un certain nombre de formes diversifiées au cours du Miocène en Europe *(Dryopithecus, Hispanopithecus, Paidopitex),* au sud de l'Himalaya *(Ramapithecus)* et en Afrique orientale *(Proconsul, Kenyapithecus).* Les Dryopithecinae offrent à la fois des caractères archaïques hérités d'une souche commune et des traits déjà spécialisés dans la voie des Ponginae. De ce fait, ils ne semblent guère pouvoir se situer dans l'ascendance humaine. Toutefois, certains de ces genres présentent dans leur structure archaïque des dispositions qui se maintiendront dans l'espèce humaine. Nous pouvons citer, par exemple, la présence chez le genre *Kenyapithecus* de la fosse canine, la situation basse de l'arcade zygomatique, l'absence de diastèmes (intervalles entre les dents pour loger les dents correspondantes du maxillaire opposé), l'absence de plaque simienne, l'implantation verticale des incisives ainsi que des canines inférieures et la divergence des dents jugales.

Tous ces Primates fossiles sont par conséquent déjà trop spécialisés pour s'être engagés dans la lignée des Hominidae, bien que la découverte du genre *Oreopithecus* ait pu laisser croire, après l'étude de Hurzeler (1947), à l'existence de l'un de ses lointains représentants au Miocène (— 12 millions d'années). En 1872, P. Gervais découvrait dans les lignites de Toscane près de Grossetto les restes d'un Primate de taille notable (1,10-1,20 m), dont les caractères généraux offraient une coexistence de tendances évolutives opposées. Plusieurs individus furent mis au jour, dont un squelette presque complet (1958). L'Oréopithèque présente une tendance certaine à la bipédie (tronc court, os iliaque élargi par une épine iliaque antéro-inférieure bien développée et une symphyse pubienne courte, cinq vertèbres lombaires, morphologie des os longs, ordre de grandeur relatif des dents, caractères de l'usure dentaire et de l'implantation des dents, etc.). Cependant, les proportions corporelles (membre supérieur plus long que le membre inférieur) témoignent en faveur de la brachiation, qui devait se surajouter aux tendances bipèdes de ce Primate. *Oreopithecus* n'est donc pas un de nos lointains ancêtres, mais plutôt le représentant d'un rameau latéral et éteint des Hominidae ayant très tôt dévié du tronc humain et acquis des spécialisations, qui justifient la création de la famille des Oreopithecidae. Cette famille montre que le redressement corporel, l'élargissement du bassin et la structure corporelle nécessaire à la bipédie étaient sur le point de se réaliser dès le Miocène supérieur.

Les Australopithecidae

Avec les Australopithèques, qui apparaissent à la limite du Pliocène et du Quaternaire (Villafranchien), l'évolution des Primates semble désormais s'orienter vers le redressement corporel et une céphalisation plus prononcée, sans doute grâce à de nouvelles conditions d'environnement qui imposèrent pour la survie du groupe l'adaptation à la vie terrestre. On peut supposer, par exemple, que des modifications climatiques ont favorisé au début du Villafranchien l'extension de la savane aux dépens des forêts. Ces nouvelles circonstances écologiques ont pu contribuer sélectivement à faire disparaître les formes déjà fortement spécialisées dans l'arboricolisme au profit de Primates non spécialisés dans cette voie et capables de développer, dans la posture érigée ainsi que dans la libération concomitante de la main et l'acquisition corrélative de la réflexion, de nouvelles possibilités vitales, telles que l'usage d'armes de jet ou la conservation du feu.

C'est en 1924 que l'on découvrit le premier Australopithèque (enfant de Taung) en Afrique du Sud. Celui-ci fut immédiatement reconnu par Dart comme étant un Primate fossile nettement plus proche de l'Homme que toutes les autres formes simiennes connues alors. Il est vrai que les traits anatomiques des sujets jeunes accentuent les caractères « évolués » ou « humains » des fossiles. Aussi le problème de leur position systématique se posa-t-il une nouvelle fois après la découverte des formes adultes qui furent mises au jour dans les gisements sud-africains de Sterkfontein, Kromdraai, Swartkrans et Makapansgat.

Après l'Afrique australe, ce fut l'Afrique orientale qui attira l'attention des paléontologistes par sa richesse en restes d'Hominidae anciens. Dès 1914, la région comprise entre les lacs Victoria et Eyassi et entre le Kilimandjaro et le lac Rodolphe se révéla être le creuset d'une humanité peut-être plus ancienne encore que l'Afrique du Sud. Les gisements d'Oldoway (Tanzanie), de la vallée de l'Omo et de la région de l'Afar (Éthiopie) ont livré les

restes de plusieurs individus et un grand nombre de dents. Les datations au potassium-argon effectuées sur les découvertes de 1974 dans la région de l'Afar (squelette de « Lucy ») ont atteint le chiffre de — 3,5 millions d'années.

Les Australopithèques, dont l'existence a duré au moins 3 millions d'années, apparaissent comme un ensemble hétérogène sur le plan anthropologique, accusant des tendances phylogéniques divergentes qui autorisent la reconnaissance d'au moins deux espèces, *Australopithecus africanus* et *A. robustus ;* celles-ci regroupent d'une façon plus conforme aux règles de la nomenclature zoologique internationale toutes les désignations que l'on a coutume d'attribuer à chaque nouvelle découverte ou presque.

		Gisements
Australopithecus africanus	A. africanus	Taung
	Plesianthropus transvaalensis	Sterkfontein
	A. prometheus	Makapansgat
	Meganthropus africanus	Garusi
	Homo habilis	Oldoway
Australopithecus robustus	Paranthropus robustus	Kromdraai
	Meganthropus palaeojavanicus ?	San Giran
	Paranthropus crassidens	Swartkrans
	Zinjanthropus boisei	Oldoway
	Paraustralopithecus aethiopicus	Omo

Ces deux espèces diffèrent l'une de l'autre par un certain nombre de traits anatomiques en rapport avec le régime omnivore d'*A. africanus* et le régime plus spécialement végétarien d'*A. robustus*. La denture du premier montre en effet des différences dimensionnelles assez peu prononcées entre les dents jugales (molaires et prémolaires) et les dents labiales (canines et incisives), bien que la canine soit plus forte et dépasse même le niveau des autres dents et que la première prémolaire soit encore incomplètement molarisée (la prémolaire sectoriale a des dispositions de canine, ce qui est un caractère primitif). En revanche, les dents jugales d'*A. robustus* sont remarquablement volumineuses, fait d'autant plus évident que les canines et les incisives sont petites ; la première prémolaire est complètement molarisée. La différence entre la forme gracile et la forme robuste apparaît, en outre, dans les proportions du massif facial, qui est très volumineux et aplati transversalement chez *A. robustus ;* ce caractère est accentué par le développement considérable des arcades zygomatiques en rapport avec un muscle temporal très développé, ainsi qu'en témoigne la constance de la crête sagittale, généralement absente chez *A. africanus*. La mandibule présente quelques différences notables, portant principalement sur le redressement de la branche montante chez *A. robustus,* laquelle est inclinée vers l'arrière chez *A. africanus.*

Les Australopithèques avaient acquis un certain redressement corporel, sinon l'attitude verticale complète, ainsi qu'en témoignent la morphologie des os des membres, l'élargissement de la main, la forme générale du pied *(« Homo habilis »)* et la largeur de l'aile iliaque : l'ilion forme en effet une surface étalée pour les muscles dorsaux (crête iliaque), les muscles fessiers (fosses iliaques externes) et les vastes externes, favorisant la position verticale du tronc pendant la station debout et la marche. La situation antéro-latérale de la cavité cotyloïde et la présence d'une épine iliaque antéro-inférieure permettent une certaine convergence des fémurs vers le bas et un ancrage solide du ligament ilio-fémoral et du muscle droit antérieur de la cuisse, maintenant le genou en extension dans la posture érigée.

Cette tendance au redressement corporel se confirme en partie sur le crâne :

— les apophyses mastoïdes sont bien marquées et permettent une attache solide à la musculature du cou ;

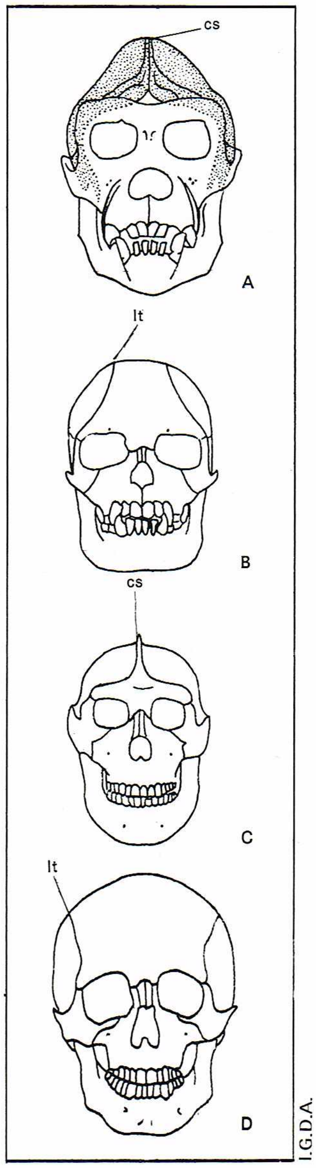
— l'orientation des orbites traduit un port plus redressé de la tête comparativement à celui des singes Anthropoïdes.

La céphalisation accuse un progrès certain sur les autres Primates fossiles et sur les Pongidae actuels. Elle se traduit par plusieurs caractères « évolués », parmi lesquels on peut citer :

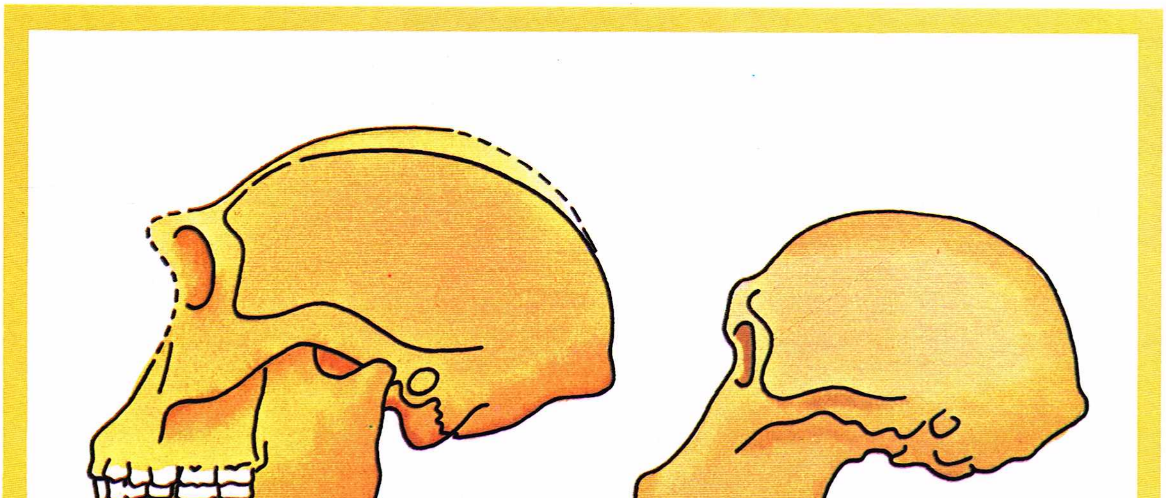
— un frontal plus globuleux et moins fuyant (surtout chez *A. africanus*) ;

— un occipital arrondi, marqué par un bourrelet transverse plus discret qui occupe une situation nettement plus basse que chez les grands singes (toutefois, le trou occipital se trouve dans une position intermédiaire entre celle des Anthropoïdes et celle de l'Homme, ce qui laisse entrevoir un redressement corporel moins parfait que chez ce dernier) ;

— l'absence de plateau simien à la face interne de la symphyse mandibulaire ;

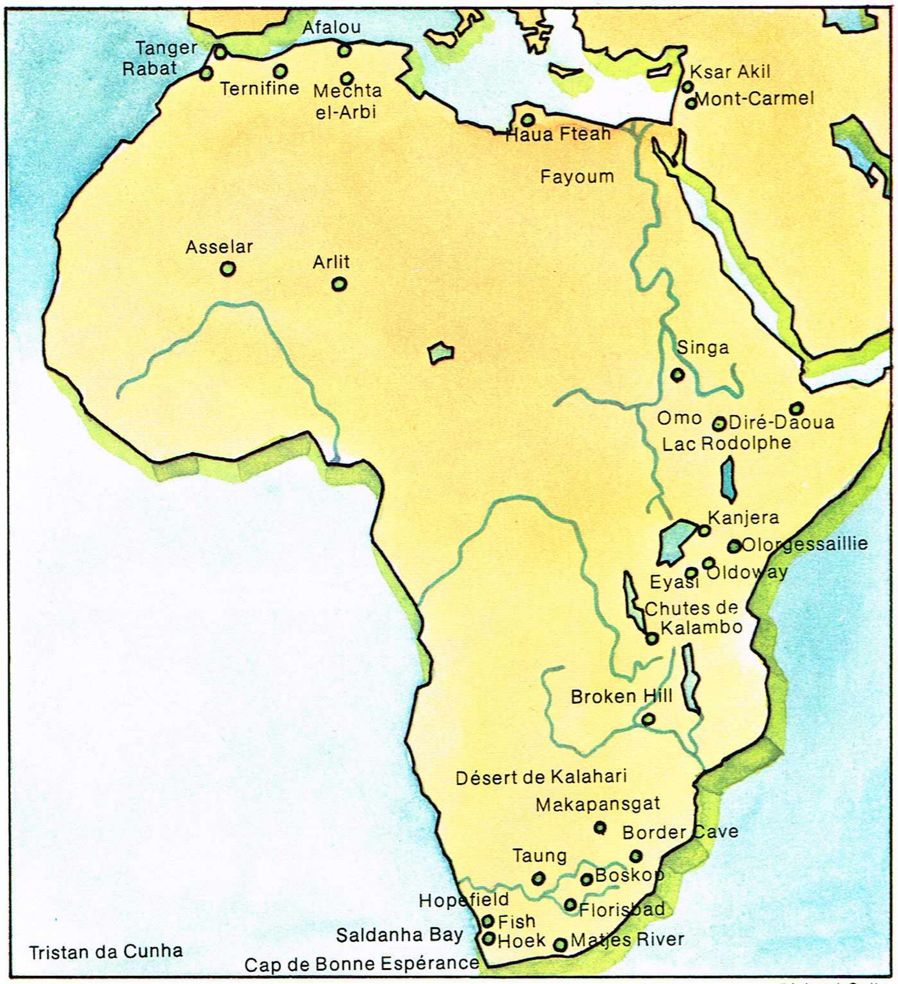


▲ ***Crânes de Pongidés et d'Hominidés actuels et fossiles en vue antérieure (reconstitution) :*** ***A,*** **Gorilla ;** ***B,*** **Proconsul ;** ***C,*** **Australopithecus robustus ;** ***D, Homme actuel ; cs, crête sagittale ; lt, ligne temporale.***

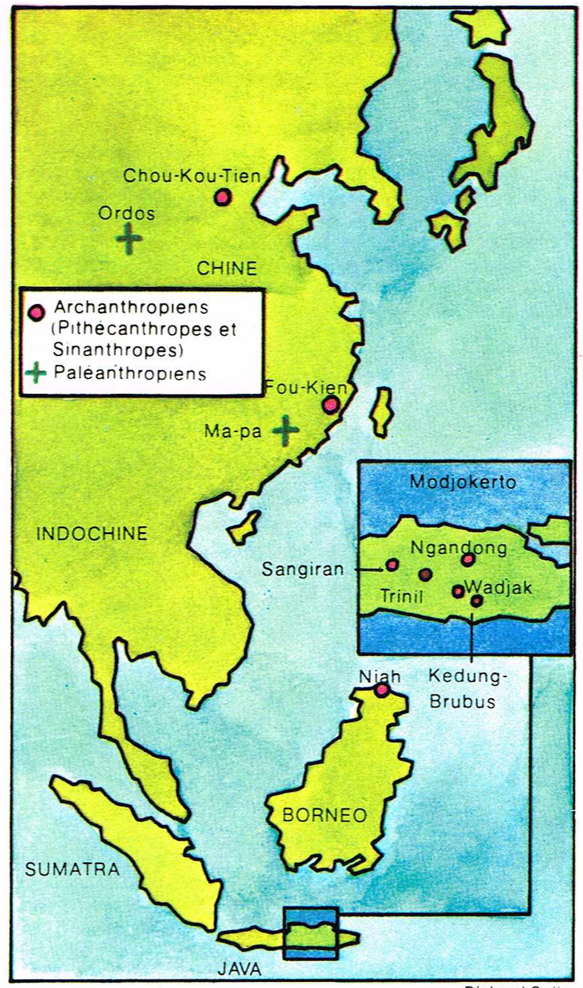


Richard Colin

◀ ***Profils crâniens des deux espèces d'Australopithèques : à gauche,*** **Australopithecus robustus ;** ***à droite,*** **Australopithecus africanus.**



Richard Colin



Richard Colin

▲ *A gauche, carte des principaux sites africains ayant livré des restes d'Hommes fossiles. A droite, carte de la localisation des Archanthropiens (Pithécanthropes et Sinanthropes) et des Paléanthropiens en Asie du Sud et en Indonésie.*

— l'absence de diastèmes entre les dents ;
— la présence d'un alvéole unique à chaque molaire comme chez l'Homme et non d'un alvéole multiple comme c'est le cas chez les Pongidae ; les molaires des Australopithèques possèdent une *fovea* (fossette entre les cuspides dentaires) antérieure qui les rapproche davantage de l'Homme que des singes Anthropoïdes ;
— la marge de variabilité de la capacité crânienne ; elle varie, selon Robinson, entre 450 et 550 cm^3, ce qui est faible en valeur absolue si l'on se réfère à l'espèce humaine (minimum : 900 cm^3) et même au gorille, dont le volume peut atteindre 750 cm^3. Mais on ne doit pas perdre de vue que la capacité crânienne des Australopithèques s'avère relativement plus élevée si l'on tient compte de leur stature (et, par conséquent, de leur masse corporelle probable), qui oscille entre 1,25 m chez *A. africanus* et 1,55 m chez *A. robustus*, ce qui implique certainement un coefficient de céphalisation intermédiaire entre celui du gorille et celui de l'Homme.

Doit-on considérer les Australopithèques, ainsi que semblent le faire actuellement beaucoup d'anthropologistes, comme d'authentiques Hominidae parvenus à un stade évolutif où ce phylum atteignait le cap de l'hominisation ? Selon Schepers, la morphologie squelettique des Australopithèques laisse supposer qu'ils étaient aptes à une certaine habilité manuelle et probablement à un langage articulé, ce qui leur avait permis de développer une structure sociale supérieure à celle des autres Primates contemporains. Ainsi pouvaient-ils transmettre à leurs descendants le fruit de leurs acquisitions et de leurs techniques. La vie matérielle et l'outillage des Australopithèques semblent prouver, du moins s'ils en sont bien les artisans, qu'ils avaient atteint le stade humain, bien que leur adaptation à la posture bipède présente quelque retard par rapport à leurs possibilités cérébrales. L'outillage le plus ancien semble avoir été un matériel non lithique (industrie ostéo-dento-kératique décrite par Dart), auquel s'est associé en divers gisements (Sterkfontein, Makapansgat, Oldoway, Omo) un outillage réalisé sur galets de rivières dont la nature pétrographique témoigne d'un apport intentionnel (*peeble culture,* ou Oldowayien, de L.S.B. Leakey). En outre, les gisements d'Australopithèques ont fait apparaître des sols d'habitats où un aménagement en « dallage » a pu être reconnu (Oldoway). Enfin, on a cru durant un certain temps que l'Australopithèque gracile de Makapansgat *(Australopithecus prometheus)* utilisait le feu, mais il s'agirait dans ce cas plutôt de la marque d'incendies de forêt et non pas d'un usage intentionnel.

Une autre hypothèse concernant la position des Australopithèques dans l'évolution humaine consiste à admettre qu'ils représenteraient plutôt, comme ce fut le cas pour l'Oréopithèque, une spécialisation précoce de la lignée humanoïde, ayant évolué pour son propre compte en constituant un phylum autonome qui s'est engagé dans une impasse évolutive. On serait en effet tenté d'accréditer cette hypothèse en considérant le très fort développement de la face par rapport au crâne cérébral (leur indice cranio-facial se situe dans les limites des variations des grands singes), les superstructures crâniennes évoquant celles des Ponginae, la taille des orbites, l'aspect très simien de l'ouverture nasale et plusieurs traits du squelette postcrânien : astragale traduisant un fort écartement du gros orteil, torsion et mobilité du tibia sur le fémur, hauteur du grand trochanter atteignant et dépassant même le niveau de la tête fémorale, absence de tubercule fessier et d'épine sciatique sur l'os iliaque. Ces caractères semblent montrer que la spécialisation des Australopithèques serait intervenue sur la lignée humaine mais bien avant que l'acquisition définitive de la bipédie et la réalisation complète de la céphalisation aient engagé le grand courant évolutif humain vers ses formes ultérieures.

La place des Australopithèques dans la genèse de l'humanité demeure encore fort douteuse. Une solution prudente, tenant compte de l'alternative qui s'impose, consiste à admettre que, sans se placer complètement parmi les Hominidae, les Australopithèques en représentent les premières ébauches, tant sur le plan anatomique que

sur les plans socio-culturel et psychique. Ce sont des formes les moins spécialisées du rameau (famille des Australopithecidae), représentées par l'espèce *A. africanus,* que l'origine de l'humanité pourrait dériver (squelette de l'Afar, *« Homo habilis »* d'Oldoway). Les formes robustes (*A. robustus,* Paranthropes, Zinjanthrope, Paraustralopithèques...) sont déjà trop spécialisées pour avoir un avenir évolutif. Par conséquent, la diversification des Australopithèques serait le premier indice d'une divergence primitive d'un groupe de Primates fossiles au sein duquel ont pris naissance les Hominidae.

Des Australopithèques à l'apparition du genre Homo

La radiation évolutive des Australopithèques graciles s'est accompagnée de l'acquisition de la posture parfaitement redressée et de la diminution du volume facial par rapport à celui du neurocrâne sous l'effet de la poursuite du processus orthogénétique de céphalisation. Si nous admettons théoriquement que la forme gracile, et notamment *« Homo habilis »,* a, en raison de sa moindre spécialisation, précédé dans le temps *Australopithecus robustus,* des Hominidae véritables offrant une capacité crânienne supérieure devaient coexister avec les formes robustes dès la phase australopithécienne.

Les dernières estimations (Tobias, 1964) accordent à « *Homo habilis* » une capacité crânienne de 680 cm^3, ce qui est déjà élevé par rapport à celle des formes australopithéciennes plus récentes. La transition entre le complexe australopithécien et l'avènement du genre *Homo* constitue une lacune dans la chronologie couvrant près de 2 millions d'années, durant lesquelles on a toutes les raisons de situer les transformations évolutives principales qui présideront à la mise en place du genre humain.

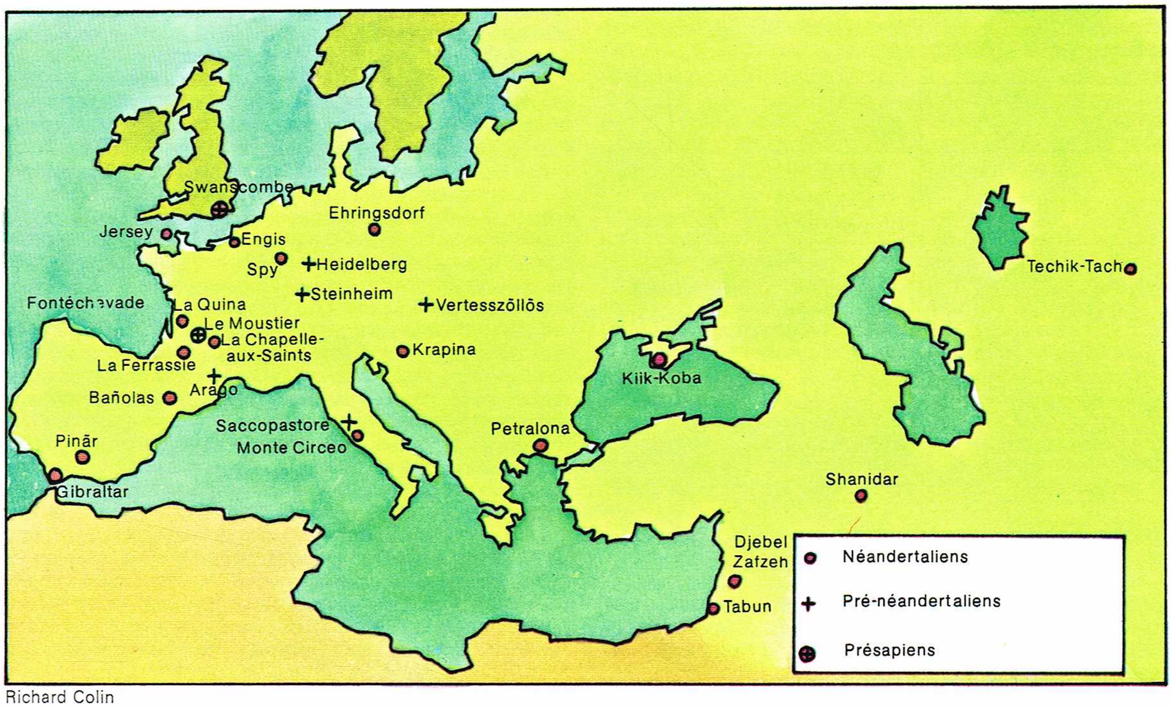
Outre les Australopithèques dont il vient d'être question, deux formes provenant d'Afrique comblent en partie, malgré leur état fragmentaire, le long intervalle de temps qui sépare les Australopithèques des premiers Pithécanthropes, longtemps considérés comme les plus anciens représentants véritables de la famille des Hominidae.

La forme la plus ancienne fut extraite en 1972 par Richard Leakey des couches lacustres et fluviatiles comprises entre deux tufs volcaniques au nord-est du lac Rodolphe (Kenya). Il s'agit d'une importante portion de voûte crânienne, encore inédite et appelée provisoirement *Homo 1470,* à laquelle étaient associés les fragments du membre inférieur, et dont les caractères anatomiques semblent intermédiaires entre ceux des Australopithèques graciles et ceux des Pithécanthropes. La datation absolue de ces restes, effectuée par la méthode du potassium-argon, accorde à *Homo 1470* une ancienneté comprise entre — 2,9 millions et — 2,6 millions d'années. Le crâne, dont la capacité dépasse légèrement 800 cm^3, offre un contour occipital arrondi et un resserrement postorbitaire visible en vue supérieure annonçant la structure crânienne des Pithécanthropes, dont les premiers représentants classiquement décrits apparaissent au moins 1,5 million d'années plus tard !

L'examen des fragments d'os longs semble montrer un degré d'orthostatisme plus poussé que celui observé chez les Australopithèques.

La seconde découverte consiste en quelques restes fossiles exhumés en 1948-1949-1952 au gisement de Swartkrans (Afrique du Sud) des couches qui livrèrent l'Australopithèque robuste, désigné alors sous le nom de *Paranthropus crassidens.* Il s'agit de deux fragments de mandibules et d'une portion de maxillaire supérieur, auxquels on donna le nom de *Telanthropus,* et qui différaient du Paranthrope par une moindre robustesse de la branche montante et du corps mandibulaire ainsi que par des molaires plus petites sur lesquelles apparaît une légère réduction de M_3 par rapport aux deux premières. Le maxillaire supérieur est dépourvu de l'hyperprognathisme caractéristique des Australopithèques, particulièrement apparent chez les formes graciles, alors que la voûte palatine offre des ressemblances certaines avec celle de l'Homme. Les restes du Télanthrope ont été datés de — 1,5 million d'années. Ils pourraient constituer la preuve de l'existence de variations étendues chez les Australopithèques, dont les limites de la variabilité approcheraient singulièrement celles d'Hominidae plus récents (Le Gros, Clarke). Au contraire, Broom et Robinson voient plutôt dans le Télanthrope une forme de passage possible entre les Australopithèques graciles et le genre *Homo.* Quoi qu'il en soit, ces restes maxillaires revêtent une importance primordiale dans la genèse de l'Homme : ils semblent encore aujourd'hui constituer les plus anciens documents osseux pouvant être classés avec certitude dans le genre *Homo.*

Cet aperçu de l'histoire des premiers Hominidae situe actuellement le berceau de l'humanité sur le continent africain, notamment en Afrique orientale et méridionale. Mais doit-on pour autant sous-estimer les indices d'une humanité peut-être aussi ancienne sur le sol d'autres continents ? Si les ancêtres des Archanthropiens de Chine et de Java n'ont pu jusqu'à présent faire l'objet d'une identification indiscutable *(Meganthropus ?),* il existe des signes évidents de la présence humaine à l'aurore du Quaternaire au Maghreb (boules polyédriques de l'Aïn-Anech, en Algérie ; industrie du plateau de Mansourah, au Maroc) et en Europe (Roumanie ?, Monte Peglia, en Italie). La France a livré des industries très primitives dans les dépôts de grottes dont le remplissage a été exceptionnellement préservé du lessivage produit par les



Richard Colin

◄ *Carte des restes des Paléanthropiens d'Europe.*

I. — ARCHANTHROPIENS (= " *Homo erectus* ") (*Homo archaeus*)	
Java, Afrique orientale	*Pithecanthropus (erectus, robustus, modjokertensis, dubius)* *Meganthropus palaeojavanicus*
Tchad	*Tchadanthropus uxoris?*
Chine	*Sinanthropus (= Pithecanthropus) pekinensis*
Afrique du Nord	*Atlanthropus mauritanicus*
Allemagne	*Homo heidelbergensis*

II. — PALÉANTHROPIENS (*Homo sapiens neandertalensis s.l.*)	
1. Formes antéwürmiennes d'Europe (ancêtres des Néandertaliens classiques et d'*Homo sapiens.*)	Hommes de Steinheim, Montmaurin, Tautavel, Swanscombe, Fontéchevade, Saccopastore, Ehringsdorf, etc.
2. Néandertaliens classiques (principalement en Europe) (Würm I et II)	*Homo sapiens neandertalensis*
3. Néandertaloïdes extra-européens	Formes de Palestine et du Moyen-Orient *H.s. rhodesiensis* (Broken Hill et Saldanha) *H.s. soloensis* (Java)
Ces deux dernières « espèces » sont souvent classées avec les Archanthropiens, dont elles semblent directement issues malgré leur ancienneté relativement faible.	

III. — NÉANTHROPIENS (*Homo sapiens sapiens*)
Hommes actuels et fossiles diversifiés sur toute la surface du globe depuis le début du Paléolithique supérieur (— 40 000 ans). Les Néanthropiens comprennent de nombreuses races fossiles (Cro-Magnon, Combe-Capelle, Afalou, Boskop, Wadjack, etc.).

▲ ***Tableau de classification et de localisation des Hominidés fossiles.***

facteurs climatiques en relation avec l'alternance des phases glaciaires et interglaciaires au cours du Quaternaire européen. Bien que, pour l'instant, aucun reste squelettique n'ait pu fournir une indication, même partielle, sur l'aspect physique des auteurs de telles industries, nous pouvons citer ici quelques-uns des gisements les plus anciens reconnus en France :

Gisements	Période géologique	Age absolu
Grotte du Vallonet (Alpes-Maritimes)	Début de la glaciation du Danube	— 3,5 à — 3 millions d'années
Grotte de l'Escale (avec les premiers foyers connus)	Günz II	— 1,5 à — 1 million d'années
Saint-Vallier et Saint-Prest (Drôme) Forêt de Sénart (Essonne)	Glaciation du Danube	— 3,5 à — 2 millions d'années
Hautes terrasses de la Somme	Günz-Mindel et Mindel I	— 800 000 à — 400 000
Hautes terrasses du Roussillon	Danube et Günz	— 3,5 millions à — 800 000

Ces indices de la présence très ancienne de l'Homme en dehors de l'Afrique montrent que, selon l'expression de F. Bordes, « l'Asie ou même l'Europe sont des outsiders qui n'ont pas dit leur dernier mot ».

L'avènement du genre Homo

On supposait autrefois qu'une évolution linéaire s'appuyant sur l'orthogenèse de quelques caractères significatifs conduisait progressivement la transformation du phylum des Hominidae depuis les Australopithèques aux Pithécanthropes, de ces derniers à l'Homme de Néandertal et du Néandertalien à *Homo sapiens* en passant par les divers stades qui furent peu à peu identifiés à mesure des découvertes. On sait maintenant que cette conception de l'anthropogenèse est un schéma inexact répondant à une image simpliste, sinon en contradiction avec les principes élémentaires de l'évolution des Primates. Les nappes successives, regroupées sous la dénomination générique d'*Homo,* se sont révélées bien plus complexes qu'on n'avait pu l'admettre auparavant car elles offraient des possibilités évolutives qui différaient de l'une à l'autre. C'est ainsi que la survie et la capacité de transformation de certaines se trouvaient favorisées par une différenciation peu poussée, alors que d'autres nappes, moins bien adaptées génétiquement ou trop engagées dans une spécialisation particulière, étaient vouées à une disparition certaine. C'est la raison pour laquelle certaines formes fossiles, considérées généralement comme archaïques du fait de la présence de particularités morphologiques et ostéométriques inexistantes chez l'Homme moderne, se sont révélées chronologiquement plus récentes que d'autres formes, dont la ressemblance avec les Hommes actuels aurait plutôt incité à les faire dériver des premières.

La diversité des restes humains fossiles qui précédèrent l'apparition d'*Homo sapiens* a entraîné la nécessité de plusieurs classifications permettant un regroupement selon leur appartenance géographique, leur position chronologique et leurs particularités anatomiques. Toutefois, le caractère arbitraire de telles classifications ne saurait rendre compte de toutes les hypothèse ni encore moins de toutes les découvertes d'Hommes fossiles. Il s'agit, en effet, de restes toujours fragmentaires dont la connaissance est généralement réduite à quelques éléments osseux ou dentaires. De plus, aucun des groupes ainsi créés ne tient compte de la position intermédiaire ou de la persistance de nombreuses formes qui, tout en étant contemporaines de types auxquels on les rapporte habituellement, peuvent représenter le terme ultime de l'évolution d'une forme définie au stade précédent. Enfin, la notion d'espèce ne repose pas uniquement sur des critères d'ordre morphologique du squelette, les seuls que permettent d'établir les restes fossiles ; elle fait intervenir en outre des données physiologiques, écologiques, histologiques et biochimiques qui échappent de toute évidence au paléontologue.

On découpe habituellement les Hominidae fossiles en trois grandes nappes, dont les limites sont d'ailleurs sujettes à des différences suivant les auteurs, à la suite de découvertes importantes ou d'interprétations nouvelles.

Le problème de la nomenclature

Si l'on tient compte de toutes les dénominations de genres, d'espèces ou de variétés que l'on a coutume d'employer pour désigner les diverses formes humaines fossiles, on peut être surpris à juste titre de l'abondance d'une telle terminologie latine. Il est bien évident qu'aucun de ces termes génériques, hormis *Australopithecus* et *Homo sapiens* dont les caractères distinctifs ne laissent aucun doute sur leurs diagnoses respectives, ne répond aux règles habituelles de la systématique auxquelles les biologistes font appel pour désigner telle ou telle forme animale au sein d'un même groupe zoologique.

Le genre *Homo* sous-entend la spécialisation particulière de la fonction cérébrale liée à la prédominance quantitative et qualitative du cortex néopalléal et l'acquisition de la bipédie. De ce double avantage, fait unique dans le règne animal, résultent toutes les corrélations anatomiques et fonctionnelles intervenant dans les processus de l'hominisation somatique, auxquelles s'ajoutent les manifestations évidentes des possibilités techniques, créatrices et spirituelles de l'Homme.

En revanche, la terminologie se complique si l'on s'aventure dans une analyse taxonomique intragénérique, ou encore au sein de l'espèce et à plus forte raison à l'intérieur de la race. La définition du genre *Homo* a été établie d'après *Homo sapiens,* qui représente dans toute la famille des Hominidae la seule espèce dont on puisse mesurer avec le maximum de moyens les limites des variations

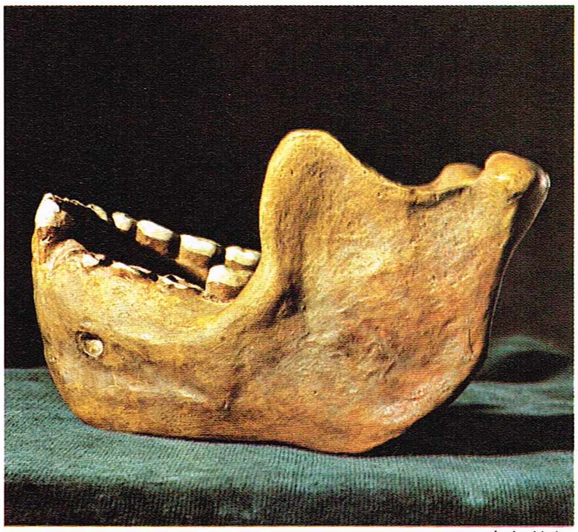
individuelles, sexuelles, géographiques et génétiques. Si l'on se réfère à la définition de Mayr selon laquelle l'espèce regroupe tous les individus d'une population naturelle capables de s'interféconder et d'engendrer des descendants également féconds, on constate qu'elle s'applique parfaitement à *Homo sapiens*. Enfin, notre espèce est la mieux représentée sur le plan paléontologique : on peut suivre son évolution depuis le début du Paléolithique supérieur (— 40 000 ans) dans toutes les régions du monde. Malgré les phénomènes de micro-évolution auxquels son ubiquité a donné libre cours, *Homo sapiens* constitue une espèce en équilibre adaptatif, puisque les transformations qu'a rendues nécessaires l'explosion démographique qui s'accélère depuis 10 000 ans, demeurent assez limitées.

Les diverses dénominations génériques et spécifiques par lesquelles on désigne habituellement les *Archanthropiens*, dont l'appartenance au genre *Homo* est désormais parfaitement établie depuis la découverte du fémur de Trinil à Java (E. Dubois, 1891), expriment le polymorphisme et l'extension de ce vieux type humain. Les « genres » et « espèces » ainsi créés se rapportent en vérité à plusieurs types géographiques d'un même genre et vraisemblablement d'une même espèce, plus primitive certes qu'*Homo sapiens,* mais dont certains traits anatomiques et peut-être même culturels (bifaces) se sont maintenus jusqu'à nous. La désignation d'*Homo erectus* adoptée par quelques auteurs anglo-saxons pour faire valoir le caractère redressé et bipède des Archanthropiens n'est qu'un pléonasme dépourvu du moindre intérêt systématique, que tout anthropologue désireux de parfaire le sens d'une classification devrait éliminer de son vocabulaire scientifique. Le terme *Homo* suffit largement pour désigner non seulement l'acquisition de la bipédie, mais encore tous les caractères anatomiques, physiologiques, psychologiques et culturels qui distinguent l'Homme des autres Primates. C'est afin de mieux exprimer la position évolutive des Archanthropiens dans la genèse de l'Homme que nous proposons le terme d'*Homo archaeus* (J.-L. Heim, 1975).

La nappe humaine désignée classiquement par le terme de *Paléanthropiens* comble la lacune chronologique et évolutive séparant les Archanthropiens *(Homo archaeus)* des Néanthropiens *(Homo sapiens sapiens)*. Cette nappe était assimilée durant le premier quart du siècle au type fossile désigné par King (1864) sous le terme d'*Homo neandertalensis*. Cette appellation, aujourd'hui pratiquement abandonnée, réunissait, souvent sans discernement, ce qui était la source de confusions durables, tous les restes humains fossiles associés à des industries moustéroïdes ou moustériennes ; ceux-ci se révélaient postérieurs aux Archanthropiens dont ils étaient supposés descendre et précédaient la brusque éclosion d'*Homo sapiens,* et plus spécialement de la nappe cro-magnoïde à l'aurore du Paléolithique supérieur, déjà pourvu de toutes ses possibilités techniques et créatrices et en possession de sa forme définitivement achevée.

La découverte des restes de Steinheim (1933), de Swanscombe (1935) et de Fontéchevade (1947) devait modifier l'idée trop simplifiée que l'on se faisait de la genèse humaine. C'est à la suite de la monographie consacrée aux restes humains de Fontéchevade (Charente), dont la structure sus-orbitaire et le contour de l'écaille occipitale annoncent les caractères d'*Homo sapiens* alors que l'Homme de Néandertal n'avait même pas encore acquis sa forme définitive, que H.-V. Vallois fut conduit à distinguer deux tendances évolutives au sein des Paléanthropiens : leurs transformations conduisent, d'une part, à l'Homme de Néandertal proprement dit par l'intermédiaire de formes plus généralisées de ce type (Prénéandertaliens), d'autre part, vers *Homo sapiens* avec les Présapiens. Cette double radiation évolutive des Paléanthropiens contrastait avec les conceptions en vigueur au début du siècle, selon lesquelles la position taxonomique et les particularités ostéométriques et anatomiques des vieux Paléanthropiens ne différaient pas ou trop peu de celles des Hommes de Néandertal d'Europe pour qu'il fût nécessaire de les en distinguer. C'est à la suite des travaux de Morant et de Weidenreich (1928) que l'on prit conscience de l'étendue de leurs variations, de leurs affinités, bien souvent opposées, et que l'on tenta de les différencier.

Aussi le mot *Homo neandertalensis* fut-il momentanément remplacé par celui de *Paleanthropus* (S. Sergi), terme moins restrictif sous lequel on pouvait enfin regrouper un ensemble de formes fossiles qui n'auraient trouvé dans la simple définition donnée à l'Homme de Néandertal qu'une image assez incomplète. Le genre *Homo* devait finalement prendre la relève du mot *Paleanthropus,* d'où dérive le qualificatif universellement admis de Paléanthropiens. Ce terme englobe non seulement les Néandertaliens classiques, mais également leurs ancêtres ainsi que ceux d'*Homo sapiens,* qu'il est bien souvent malaisé de distinguer les uns des autres tant leurs caractères respectifs peuvent plus ou moins coexister chez un même individu. Le terme Paléanthropiens a été ensuite abusivement étendu à tous les restes humains de l'Ancien Monde contemporains de ceux d'Europe et qui semblent pour la plupart dériver directement de formes archanthropiennes préexistantes (Hommes du Djebel Irhoud, au Maroc ; de Saldanha et de Broken Hill, en Afrique australe ; de Ma-Pa, en Chine ; de Solo, à Java ; de Shanidar, Tabun, Skhul, Djebel Kafzeh et Amud, en Asie occidentale). Peut-être certaines de celles-ci sont-elles encore des Archanthropiens tardifs dont la disparition s'est effectuée au profit de quelques types plus récents, qui les ont progressivement supplantés sur le sol même qu'ils occupent encore ?



J.-L. Heim

◀ ***Mandibule de Mauer (Allemagne), représentant le plus ancien reste humain découvert jusqu'à présent en Europe.***

Les Archanthropiens

Les Archanthropiens apparaissent à la fin du Pléistocène inférieur (vers — 1 million d'années), probablement à partir de formes évoluées d'Australopithèques graciles dont le Télanthrope serait le seul représentant actuellement reconnu. Les plus anciens Archanthropiens proviennent du niveau de Djetis (Java), les plus récents du niveau de Ngandong (Java), de Zambie (Broken Hill) et d'Afrique du Sud (Saldanha), ces trois dernières formes étant contemporaines de la fin du Pléistocène moyen ou du début du Pléistocène supérieur. C'est la raison pour laquelle ils sont souvent considérés comme des Paléanthropiens.

Malgré la présence de traits archaïques au niveau du crâne et des dents, les Archanthropiens avaient atteint le stade de l'hominisation physique puisque leur capacité crânienne s'échelonnait autour de 1 000 cm^3 et que, surtout, le redressement corporel et la bipédie étaient parvenus à un degré comparable à celui de l'Homme moderne.

L'évolution des Archanthropiens a porté principalement sur le crâne, dont la capacité augmente depuis les vieux Pithécanthropes de Java (minimum : 750 cm^3) jusqu'aux formes récentes de Broken Hill (1 400 cm^3) et de Solo (maximum : 1 225 cm^3). En même temps que la capacité endocrânienne, la voûte s'élève en s'accompagnant de l'augmentation de hauteur de l'écaille occipitale et de l'écaille temporale.

L'existence d'un outillage lithique ou osseux souvent associé aux restes d'Archanthropiens, les traces de foyers présents dans les couches à Sinanthropes ainsi que le témoignage d'activités rituelles (pratiques probables de cannibalisme à Choukoutien) indiquent que les Archanthropiens étaient arrivés à des niveaux culturel et mental nettement plus élevés que ceux des Australopithèques.



J.-L. Heim

▲ *Vue latérale du crâne du Sinanthrope (reconstitution d'après Weidenreich).*

Java (Pithécanthropes)

Les premiers Archanthropiens ont été découverts dès 1890 à Java par le médecin hollandais E. Dubois. Entre 1936 et 1939, de nouvelles recherches dans l'île fournirent à von Koenigswald de nouveaux restes de Pithécanthropes dont un crâne d'enfant *(P. modjokertensis)*, deux mandibules et plusieurs calottes crâniennes. La stratigraphie de ces couches a permis de définir trois niveaux :

Niveau de Ngandong :

Hommes de Solo } début du Pléistocène supérieur (— 100 000)

Niveau de Trinil :

mandibule A, Pithéc. I, II, III, V, VI } — 800 000 à — 400 000

Niveau de Djétis :

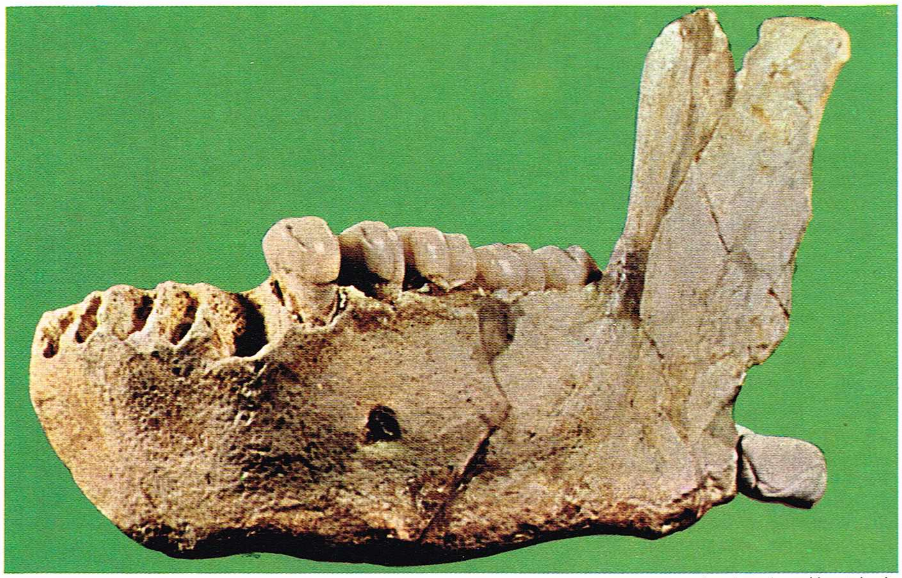
Pithéc. IV, enfant de Modjokerto, mandibule C } début du Pléistocène moyen (— 1 000 000)

Entre 1960 et 1965, de nouveaux restes découverts sous la conduite de Teuku Jacob révélèrent des parties du squelette céphalique qui demeuraient très peu connues par les chercheurs précédents.

Chine (Sinanthropes)

La présence d'Archanthropiens en Asie continentale fut révélée par des dents fossiles utilisées dans la pharmacopée chinoise qu'Haberer et Max Schlosser attribuèrent à un Archanthropien (1903), auquel D. Black donna le nom de *Sinanthropus pekinensis* (1927). Dès 1921, et surtout entre 1928 et 1937, les fouilles entreprises à Choukoutien, au sud de Pékin, par F. Weidenreich, Teilhard de Chardin et Peï, entre autres, livrèrent les restes de quarante-cinq individus représentés par des dents, des calottes crâniennes, des mandibules et quelques fragments d'os longs. Les fouilles furent reprises dans d'autres sites dès 1949 par Woo Ju Kang. Elles mirent au jour de nouvelles dents, deux mandibules et surtout un crâne (1963) d'aspect plus primitif que ceux des autres Sinanthropes, daté de — 600 000 ans et provenant du site de Lan-t'ien, près de Kongwang (Chen-Si).

▼ *Mandibule d'un* **Atlanthropus mauritanicus** *(mandibule n° 2) découverte en 1954 à Ternifine, en Algérie.*



Institut de paléontologie

Maghreb (Atlanthropes)

Les Archanthropiens sont connus au Maghreb depuis les découvertes d'Arambourg et Hoffstetter en 1954, à Ternifine (Algérie). Les trois mandibules, les dents et le pariétal qui furent ainsi mis au jour reçurent le nom d'*Atlanthropus mauritanicus*. D'autres restes, découverts plus récemment au Maroc par E. Ennouchi et par J. J. Jaeger, confirment l'extension de ce type d'Archanthropiens à l'ouest du Maghreb. La pièce la plus complète provient de grès dunaires d'une carrière près de Salé : il s'agit d'une importante portion de crâne dont les caractères offrent des analogies frappantes avec ceux des Sinanthropes. Il n'a pas encore faire l'objet d'une étude détaillée (Jaeger, 1971).

Afrique orientale

En 1960, L.S.B. Leakey faisait connaître un crâne d'Archanthropien découvert dans le gisement d'Oldoway *(Homo 9)*, auquel fit suite un second crâne en 1964 *(Homo 13)*. Ces crânes relativement anciens sont datés du début du Pléistocène moyen et seraient, par conséquent, contemporains de ceux du niveau de Djétis à Java.

Afrique centrale *(Tchadanthropus)*

En 1961, Yves Coppens découvrait un fragment craniofacial près du puits de Yayo et dans une couche de surface (Tchad) qu'il considéra d'abord comme appartenant à un Australopithèque. Il s'agirait plutôt d'un Archanthropien, son âge géologique n'ayant pu être défini avec précision.

Europe *(Homo heidelbergensis)*

Le seul reste humain que l'on puisse attribuer aux Archanthropiens en Europe est une mandibule complète découverte en 1907 dans une carrière de sables fluviatiles d'un affluent du Neckar, près de Mauer, au sud-est d'Heidelberg (Allemagne), à laquelle Schoetensack donna le nom d'*Homo heidelbergensis*. Cette mandibule, qui représente le plus vieux reste d'Hominidae actuellement mis au jour en Europe, est contemporaine des Pithécanthropes de Java et des Sinanthropes. Elle daterait de la période mindélienne (— 500 000 à — 300 000 ans) ou peut-être même d'un interstade de la glaciation de Günz qui se termina il y a 800 000 ans. L'intérêt de cette mandibule réside dans le fait qu'outre ses caractères archanthropiens (largeur importante de la branche montante, symphyse très fuyante, faible profondeur de l'échancrure sigmoïde, robustesse de l'os), elle offre certains traits (troncature de l'angle mandibulaire, forme de l'arcade alvéolo-dentaire de type carré-parabolique) qui annoncent les Néandertaliens, forme la plus spécialisée et la plus récente des Paléanthropiens, qui atteindra son plein épanouissement durant les deux premiers stades de la dernière glaciation (— 70 000 à — 40 000 ans).

Le squelette postcrânien des Archanthropiens est mal connu. La stature a pu toutefois être estimée d'après quelques os longs provenant des couches de Trinil et du site de Choukoutien. Elle varie de 1,58 m (Sinanthropes les plus petits) à 1,78 m au maximum (Java) ; ces différences sont imputables non seulement à des différences raciales mais également à un fort dimorphisme sexuel.

Le crâne offre, dans l'ensemble, des traits primitifs avec un front fuyant chez les formes de Java qui devient plus redressé chez les Sinanthropes. Il est pourvu d'un fort bourrelet sus-orbitaire, auquel répond en arrière un bourrelet occipital très marqué (torus occipital). La voûte crânienne est marquée sagittalement par une carène présente chez les formes asiatiques et l'Atlanthrope de Salé. Le massif facial, qui semble avoir été très développé, présente un fort prognathisme alvéolaire, mais la fosse canine est présente.

Tous ces traits confirment un stade ancestral dont l'évolution conduira vers une gracilisation du crâne, une augmentation de la portion cérébrale aux dépens de la région faciale et une élévation de tous les os de la voûte.



J.-L. Heim

▲ *C'est durant la période interglaciaire du Mindel-Riss (— 300 000 à — 200 000 ans) qu'apparaissent pour la première fois les dispositions structurales annonçant l'* **Homo sapiens** *; ici, le crâne de l'Homme de Steinheim découvert en Allemagne.*

Les Paléanthropiens

C'est vraisemblablement au sein de la nappe archanthropienne que les Paléanthropiens ont pris naissance, il y a environ 400 000 ou 500 000 ans, pour s'éteindre avec les derniers Hommes de Néandertal juste avant le Paléolithique supérieur, il y a 40 000 ans. La séparation entre les Archanthropiens et les Paléanthropiens demeure extrêmement difficile tant sur le plan anatomique que du point de vue chronologique.

C'est en Europe, où les documents fossiles sont les plus nombreux, qu'apparaît le mieux la transformation physique progressive du genre *Homo,* surtout discernable au niveau du crâne. Cette transformation s'accompagne de la différenciation d'un archétype encore peu spécialisé, pourvu d'une grande capacité évolutive et dont l'acheminement aboutira d'une part à l'*Homo sapiens* fossile, ancêtre direct des types humains actuels, d'autre part à l'Homme de Néandertal, éteint sans descendance. Bien que cette orthogenèse fût certainement amorcée chez des formes humanoïdes du Pléistocène inférieur, dont on ignore l'aspect physique en Europe (industries danubiennes du Vallonet par exemple), elle s'observe dès le stade archanthropien, reconnu sur la mandibule de Mauer. Les caractères de spécialisation que présente cette mandibule, outre ses traits archanthropiens, laissent à penser que l'Homme de Heidelberg était déjà engagé vers une évolution annonçant les formes paléanthropiennes antéwürmiennes.

La période paléanthropienne correspond à l'ensemble du Pléistocène moyen et à la majeure partie du Pléistocène supérieur.

Cette longue phase de la préhistoire a été le théâtre des transformations et des processus évolutifs les plus importants que l'anthropogenèse ait connus depuis l'apparition de la station bipède, l'acquisition de la réflexion ainsi que du langage et la libération de la main de toute fonction locomotrice. La succession chronologique des diverses formes humaines indique une différenciation lente et progressive de toutes les structures qui conduisent au parachèvement de l'espèce humaine, dont on peut suivre l'épanouissement avec *Homo sapiens* fossile et les ancêtres directs des races actuelles. Mais tout le potentiel évolutif des Paléanthropiens archaïques ne se limite pas à notre ascendance. Le mélange de leurs tendances évolutives indique une autre issue, débouchant vers le Néandertalien classique, « terme ultime d'une lignée parvenue à bout de course, engagée dans une Europe trop étroite entre la Méditerranée et la calotte glaciaire de l'époque würmienne et destinée à survivre en vase clos puis finalement à s'éteindre sous le fardeau pesant d'une spécialisation trop poussée » (J.-L. Heim, 1975).

Cette double radiation évolutive autorise une classification dans le temps et dans l'espace. Les Paléanthropiens actuellement reconnus correspondent à près de deux cents individus, dont cent vingt-cinq environ répondent au type néandertalien classique. L'ensemble de ce matériel intéresse une soixantaine de gisements ou de sites préhistoriques. La grande majorité des Paléanthropiens provient d'Europe, où l'on suit particulièrement bien son évolution depuis la glaciation mindélienne jusqu'à la fin du second épisode glaciaire du Würmien.

Il est actuellement difficile de connaître à quel moment les Paléanthropiens ont pris la relève des Archanthropiens. Une telle séparation serait d'ailleurs arbitraire et ne saurait interrompre l'enchaînement d'un phylum dont on peut discerner les maillons sur plus d'un demi-million d'années.

Sur le plan anatomique, les Paléanthropiens diffèrent des Archanthropiens par un squelette céphalique moins robuste ; leur capacité crânienne traduit une augmentation sensible, qui atteindra sa valeur la plus forte chez les Néandertaliens et les Hommes modernes. La voûte du crâne s'élève en même temps que le front se redresse. L'évolution concerne également la face, qui devient moins massive, le torus sus-orbitaire, qui se réduit, et l'arrière-

DATE DES DÉCOUVERTES	LIEU	RESTES HUMAINS
1887	Bañolas (Espagne)	Mandibule adulte.
1888	Malarnaud (Ariège)	Mandibule et vertèbre d'un sujet jeune.
1895	Isturitz (Pyrénées-Orientales)	Mandibule (disparue depuis).
»	Taubach (Allemagne)	Deux dents.
»	Fond-de-Forêt (Belgique)	Fragment de fémur.
1899-1905 1933	Krapina (Yougoslavie)	Restes fragmentaires de 13 individus au moins (hommes et femmes) + 5-6 enfants.
1907-1908	Petit-Puymoyen (Charente)	Fragments de mandibules et de maxillaires + dents.
1908	Le Moustier (Dordogne)	Squelette incomplet d'un adolescent + fœtus (disparus).
»	La Chapelle-aux-Saints (Corrèze)	Squelette adulte.
1909	Peche-de-l'Azé (Dordogne)	Crâne d'enfant de 2 ans.
1909-1921	La Ferrassie (Dordogne)	2 squelettes adultes + 5 enfants.
1910	Saint-Brelade (Jersey)	9 dents.
1911-1965	La Quina (Charente)	Restes de 27 individus.
1914-1916 1925	Ehringsdorf (Allemagne)	Restes humains divers.
1924	Kiik-Koba (Crimée)	Restes d'un adulte et d'un enfant.
1926	Gibraltar (II)	Crâne d'enfant de 5 ans.
1929-1935	Saccopastore (Italie)	2 crânes adultes.
1934	Marillac (Charente)	Mandibule adulte.
1934-1935	Piñar (Espagne)	Restes crâniens et dents.
1939-1950 1954	Monte-Circeo (Italie)	Crâne + 2 mandibules adultes + 1 mandibule d'enfant.
1949-1950 1951	La Chaise (Charente)	Restes divers, notamment d'enfants.
1951	Montsempron (Lot-et-Garonne)	Fragments de mandibules + dents.
1953	Cova Negra (Espagne)	Pariétal droit.
»	Starolesje (Crimée)	Crâne d'un enfant de 18 mois.
1957	Regourdou (Dordogne)	Squelette incomplet d'un sujet adulte.
1959	Petralona (Grèce)	Crâne adulte.
»	Combe Grenal (Dordogne)	Fragment de mandibule d'enfant avec dents.
1960-1964	L'Hortus (Hérault)	Restes de 20 à 30 individus jeunes et adultes.
1961	Roc de Marsal (Dordogne)	Restes d'un enfant.
1973	La Ferrassie (Dordogne)	Restes de plusieurs enfants (fouilles H. Delporte).

▲ Tableau des dates et des lieux de découverte des principaux restes de Néandertaliens d'Europe.

crâne, qui tend peu à peu à s'étirer chez les Néandertaliens en même temps que les dimensions crâniennes augmentent et que le volume des sinus frontaux s'accuse. Les dents, volumineuses et fortement ridulées chez les Archanthropiens extra-européens, offrent déjà une structure et des dimensions nettement voisines des nôtres sur les mandibules paléanthropiennes antéwürmiennes d'Europe.

En revanche, il semble que les différences entre les Paléanthropiens et les Archanthropiens étaient moins évidentes sur le squelette postcrânien. De ce fait, la réalisation précoce de l'orthostatisme aurait fixé la morphologie générale du corps, alors que le crâne bénéficiait de l'essentiel des transformations liées au processus orthogénétique.

Les Paléanthropiens d'Europe

● *Paléanthropiens du Mindel et du Riss*

Cette longue période (— 400 000 à — 100 000 ans) a livré les formes les plus anciennes et les moins différenciées.

— *Mindel*

La mandibule de *Montmaurin* (Haute-Garonne) et l'occipital de *Vertesszöllös* (Hongrie) montrent un mélange de caractères archanthropiens (écaille occipitale basse et large, mandibule robuste pourvue d'une branche montante large et courte, échancrure sigmoïde peu profonde...) et de caractères « évolués » annonçant les Hommes de Néandertal (capacité crânienne de 1 463 cm^3, donc plus élevée que celle des Archanthropiens, élargissement antérieur de l'arcade dentaire, troncature de l'angle mandibulaire...).

— *Interglaciaire Mindel - Riss (— 300 000 à — 200 000 ans)*

Les crânes de *Steinheim* (Allemagne) et de *Swanscombe* (Angleterre) offrent, en plus du mélange de caractères archanthropiens issus d'un héritage ancestral et de caractères progressifs annonçant les Hommes de Néandertal, certaines particularités anatomiques qui préfigurent *Homo sapiens,* et qui sont absentes chez les Néandertaliens classiques : faibles dimensions générales de la tête osseuse, occiput arrondi et régulièrement convexe, vue postérieure du crâne s'inscrivant dans un contour pentagonal, contrairement à la forme observée chez les Néandertaliens, qui est subcirculaire, écaille occipitale haute. Les orbites sont quadrangulaires et petites, particularités que l'on retrouvera au Pléistocène supérieur chez l'Homme de Cro-Magnon. Le massif facial est peu volumineux par rapport à la boîte crânienne et les fosses canines sont indiquées, ce qui atteste des sinus maxillaires de dimensions voisines des nôtres. L'écaille temporale est de type moderne : au lieu d'être basse et séparée du pariétal par une suture rectiligne, comme chez les Hommes de Néandertal, elle est haute et convexe. Enfin, la dent de sagesse (M_3) accuse une réduction marquée par rapport aux deux premières molaires.

Autrement dit, si les caractères protonéandertaliens sont déjà ébauchés sur les formes mindéliennes, c'est véritablement à l'interglaciaire Mindel-Riss qu'apparaissent pour la première fois les dispositions structurales annonçant l'*Homo sapiens*. L'Homme de Néandertal et *Homo sapiens* proprement dit représentent chacun l'aboutissement de deux lignées dont les caractères de spécialisation respectifs ont peu à peu fait leur apparition à partir d'une souche commune aux potentialités évolutives ambivalentes, elle-même issue d'un stock archanthropien ancestral. La séparation entre ces deux tendances a dû s'effectuer entre — 200 000 et — 300 000 ans.

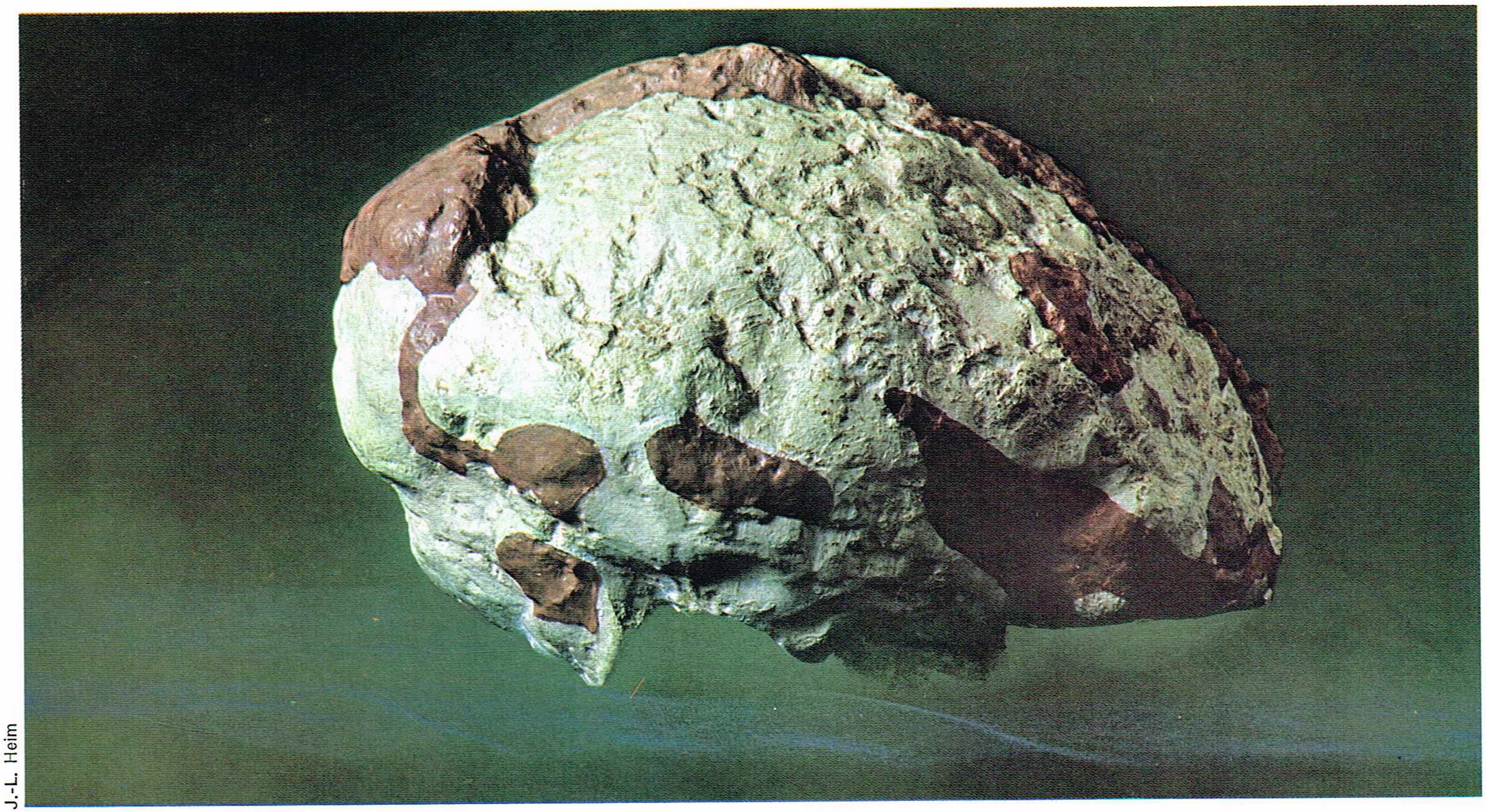
— *Riss (— 200 000 à — 100 000 ans)*

La morphologie crânienne des restes humains d'âge rissien confirme les tendances amorcées chez les formes précédentes. Ces tendances semblent désormais s'inscrire dans le sens de la « néandertalisation », car la spécialisation vers les Néandertaliens classiques devient un peu plus poussée sur les crânes rissiens que sur les formes précédentes. A la période rissienne se rapportent les fragments de voûte de *La Chaise,* grotte Suard (Charente), et du *Lazaret* (Nice), le crâne et les deux mandibules de la *Caune de l'Arago* près de Tautavel (Pyrénées-Orientales).

● *Paléanthropiens de l'interglaciaire Riss-Würm*

La différenciation entre la lignée néandertalienne et la lignée *sapiens sapiens* s'accentue avant la glaciation de Würm. C'est durant cette période humide (— 100 000 à — 70 000 ans) que les caractères anatomiques et dimensionnels des Hommes de Néandertal vont se dégager du stock primitif antérieur par une spécialisation de plus en plus prononcée.

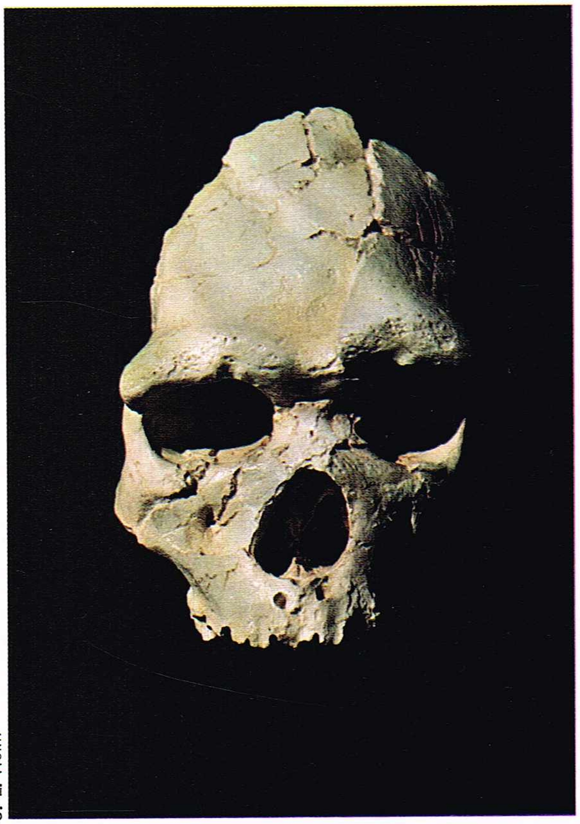
C'est à cette phase de l'évolution des Paléanthropiens que l'on attribue les restes humains d'*Ehringsdorf* (Allemagne), de la grotte Bourgeois-Delaunay (*La Chaise,* Charente), de *Saccopastore* (Italie) et le moulage intracrânien de *Ganovce* (Tchécoslovaquie). Ces Hommes fossiles sont déjà profondément engagés dans le phylum néandertalien, bien que les dimensions de la tête demeurent encore assez faibles et que la capacité crânienne n'excède pas 1 200 à 1 450 cm^3. L'arrière-crâne n'est plus arrondi comme chez les formes précédentes mais s'étire en fuseau. Le contour postérieur de la boîte crâ-



J.-L. Heim

▲ *Moulage d'un endocrâne recueilli à Ganovce (Tchécoslovaquie) : ce reste de Paléanthropien correspond à la période interglaciaire Riss-Würm (— 100 000 à — 70 000 ans).*

nienne n'est plus pentagonal mais tend vers la forme circulaire. Les sinus frontaux augmentent de volume, ce qui confère au bourrelet sus-orbitaire un aspect globuleux. Les sinus maxillaires dilatent la région sous-orbitaire en même temps que s'efface la fosse canine. Les orbites s'agrandissent et s'élèvent. La symphyse mandibulaire se redresse, à tel point que sur certains spécimens une ébauche de menton devient discernable. Ce processus de « néandertalisation » s'accentue chez les individus du Würm ancien (Petralona, en Grèce ; Krapina, en Yougoslavie ; Gibraltar), dont les caractères anatomiques et ostéométriques s'inscrivent dans les limites des variations des Hommes de Néandertal.



J.-L. Heim

◀ *Crâne découvert à la Caune de l'Arago, près de Tautavel (Pyrénées-orientales). Ce Paléanthropien a vécu durant la période du Riss entre — 200 000 et — 100 000 ans.*

En même temps que les représentants de cette lignée prénéandertalienne, dont on suit la progression depuis le début du Pléistocène moyen d'Europe, vivaient les ancêtres de l'*Homo sapiens sapiens,* dont le seul exemplaire connu fut découvert en 1947 par Mle G. Henri-Martin dans la grotte de *Fontéchevade* (Charente). Contrairement aux Prénéandertaliens, chez qui le processus de pneumatisation de la tête osseuse est intimement lié à l'augmentation du volume de la face par rapport au crâne cérébral, les Présapiens subiront une régression notable des sinus frontaux, régression qui semble constituer un des facteurs majeurs de la réalisation de la forme *sapiens*. De ce fait, le torus sus-orbitaire, qui caractérise toute la lignée humaine depuis les Archanthropiens jusqu'aux Hommes de Néandertal, disparaît avant même que ces derniers soient complètement différenciés.

En résumé, c'est au cours de l'interglaciaire Riss-Würm que les deux grands aboutissements de la genèse humaine ont totalement acquis leur indépendance à l'égard de la souche primitive commune : l'Homme de Néandertal, qui disparaîtra à la fin du Würm II, et *Homo sapiens* proprement dit, auquel son expansion garantira une diversification de plus en plus poussée dès la fin de la glaciation de Würm et jusqu'à l'époque actuelle.

● *Les Néandertaliens classiques* (Homo sapiens neandertalensis)

Malgré l'existence de variations individuelles et intraspécifiques, les Néandertaliens classiques constituent un groupe relativement homogène, représentant, ainsi que nous l'avons écrit, l'aboutissement d'une lignée indépendante qui s'est détachée d'un stock ancestral issu de formes archanthropiennes. Les Hommes de Néandertal, principalement limités à l'Europe, ont vécu au cours du Würm I et II. Les datations au radiocarbone font remonter leurs formes les plus anciennes à la fin du Riss-Würm (— 70 000 à — 75 000 ans), alors que les plus récentes proviennent principalement du Würm II (— 55 000 à — 35 000 ans). C'est à cette dernière période que l'on attribue les spécimens les plus connus dans diverses régions d'Europe et plus particulièrement en Europe occidentale.



Musée de l'Homme - J. Oster

▲ ***Crâne d'un Homme de Néandertal adulte, découvert à La Ferrassie, Dordogne (La Ferrassie 1). Les Néandertaliens, principalement limités à l'Europe, ont vécu au cours de la période du Würm I et II (entre — 75 000 et — 35 000 ans).***

Les Néandertaliens avaient une taille variant entre 1,50 m environ (La Ferrassie 2) et 1,70 m (La Ferrassie 1). Contrairement à ce que l'on a pensé autrefois, ils étaient parfaitement bipèdes, comme nous le sommes, et dotés d'une musculature importante, d'un tronc large et épais, d'une ossature puissante et d'un crâne volumineux dont la capacité encéphalique atteignait presque 1 700 cm^3 chez les mieux pourvus. Le développement de leurs sinus frontaux et maxillaires était à l'origine d'une structure crânienne un peu particulière, avec un torus sus-orbitaire prononcé et un gonflement des maxillaires qui masquait la fosse canine et donnait l'impression d'une sorte de museau (oncognathisme de S. Sergi) [J.-L. Heim, 1974]. La mandibule, robuste, traduisait une vigueur certaine de la mastication (usure prononcée des dents chez les sujets âgés).



Musée de l'Homme - J. Oster

Sur le plan culturel, les Néandertaliens étaient nettement évolués comparativement aux formes précédentes. Leur outillage *(Moustérien)* offre parfois une belle facture. Ils inhumaient leurs morts soit individuellement *(La Chapelle-aux-Saints)*, soit en famille *(La Ferrassie)*. Ils habitaient le plus souvent sous des abris naturels ou à l'entrée de grottes. Leurs ressources étaient obtenues essentiellement par la chasse et la cueillette. On ne leur connaît cependant aucune œuvre d'art. Les Hommes de Néandertal se sont éteints assez brusquement sans descendance à la fin du Würm II pour une raison que l'on ignore : il s'agit peut-être d'un métissage avec *Homo sapiens* ou, ce qui est plus probable, d'une élimination par une sélection naturelle dans laquelle leur constitution physique ne leur aurait pas été favorable.

Les Paléanthropiens en dehors de l'Europe

Les Paléanthropiens d'Asie continentale, d'Indonésie et d'Afrique représentent un ensemble de types très hétérogènes, souvent mal datés, que la constance de certains caractères a permis de regrouper sous l'appellation de *Néandertaloïdes*.

Si certains individus rappellent les Néandertaliens d'Europe (*Ma-Pa*, Chine ; *Shanidar*, Irak ; *Techik-Tash*, Uzbékistan), d'autres spécimens n'ont de toute évidence rien de commun avec les formes européennes, bien qu'ils en soient plus ou moins contemporains. Cette diversité trouve probablement son origine dans l'évolution *in situ*, qui s'est traduite par le maintien prolongé de la structure archanthropienne jusqu'à une époque relativement récente ; de ce fait, l'éclatement du potentiel évolutif et la différenciation de certains archétypes *africains (Broken Hill, Saldanha)* ou *asiatiques (Solo)* se seraient déroulés beaucoup plus tardivement qu'en Europe. Cela explique la coexistence de nombreux traits archaïques et de dispositions plus évoluées, voire *« sapiens »*, chez un même individu.

Au Maghreb, le processus de néandertalisation peut être suivi à travers les restes humains de *Sidi-abd-er-Rhaman* (Casablanca), de *Rabat*, de *Temara*, de *Mugharet-el-Aliya* jusqu'aux Hommes du *Djebel Irhoud*, homologues des Néandertaliens classiques d'Europe mais en différant par un certain nombre de traits structuraux. On ne connaît pas cependant les ancêtres de l'*Homo sapiens* du Maghreb.

Au Moyen-Orient, le stade archanthropien n'a pas livré jusqu'à présent de restes humains. Par contre, les Paléanthropiens, contemporains des Néandertaliens classiques d'Europe, sont particulièrement bien diversifiés et offrent tous les intermédiaires entre les formes aux traits néandertaliens indiscutables *(Tabun, Amud)* et celles dont les affinités avec *Homo sapiens*, notamment avec les Hommes de Cro-Magnon *(Tabgha, Skuhl, Djebel Kafzeh)*, ne laissent désormais plus aucun doute. Ce curieux mélange de caractères semble être distribué autant sur les individus eux-mêmes qu'en fonction de la localisation géographique des gisements. Un tel polymorphisme pourrait résulter d'un métissage entre une population aux affinités néandertaliennes très prononcées et un peuplement *sapiens* dont les ancêtres respectifs demeurent actuellement inconnus. Les Paléanthropiens du Moyen-Orient confirment de toute évidence les données recueillies en Europe, à savoir que les deux formes *sapiens* et néandertalienne ont parfaitement pu coexister en certaines régions du monde et que la seconde ne peut en aucune façon dériver de la première. C'est là un fait désormais acquis, qui représente sans aucun doute l'une des dernières conquêtes de la paléontologie humaine.

Les Néanthropiens (Homo sapiens sapiens)

Avec *Homo sapiens sapiens*, l'évolution des Hominidae est parvenue à son terme alors que s'éteignaient les derniers Néandertaliens d'Europe. La nappe néanthropienne devient la seule forme humaine représentée depuis la fin du Pléistocène supérieur, soit vers — 40 000 à — 35 000 ans.

Il n'existe sur le plan culturel aucune coupure véritable : les survivances moustéroïdes de l'industrie lithique et la pratique d'inhumations funéraires ont persisté plus ou moins longtemps durant l'Age du Renne (notamment au cours du Châtelperronien pour l'outillage lithique) en association avec de nouvelles formes techniques, certes plus élaborées (technique laminaire, apparition de nou-

veaux outils et industrie osseuse). Cependant l'*Homo sapiens* du Paléolithique supérieur manifeste un pouvoir d'abstraction supérieur à celui des nappes précédentes et témoigne d'une prise de conscience plus élaborée de son environnement, avec les premières créations artistiques et symboliques connues.

Sur le plan physique, l'*Homo sapiens* du Pléistocène supérieur diffère peu dans ses grandes lignes des Hommes actuels. La forme du crâne résulte d'une gracilisation plus poussée et de la diminution du rapport cranio-facial, qui atteint les limites des variations humaines modernes. Les sinus frontaux et maxillaires demeurent toujours plus réduits que chez les Néandertaliens, ce qui va de pair avec la disparition définitive du torus sus-orbitaire et la permanence de la fosse canine. Le front s'arrondit et se redresse. L'apophyse mastoïde est bien marquée, bien qu'elle soit généralement plus saillante chez le sexe masculin. L'occipital s'arrondit sous l'effet d'une bascule portant la protubérance occipitale externe au-dessous de la ligne tangente au bord inférieur de l'orbite et au bord supérieur de l'ouverture du conduit auditif externe (plan de Francfort, ou plan porio-orbitaire). Le menton devient constant malgré son développement plus ou moins prononcé selon les types, et la troisième molaire subit une tendance très marquée à la réduction, pouvant même conduire à sa disparition.

Il existe toutefois de légères différences avec les Hommes actuels occupant les mêmes régions géographiques; elles laissent supposer que l'évolution s'est quelque peu prolongée depuis l'avènement des premières formes *sapiens*. En effet, la différenciation des Néanthropiens fut lente et progressive : les civilisations du Paléolithique supérieur s'imbriquent de telle sorte que certaines régions, notamment l'Amérique et l'Océanie, semblent avoir été peuplées plus tardivement que l'Europe, l'Afrique et l'Asie. Si leur apparition résulte d'une différenciation *in situ* de formes préexistantes, on ne doit pas pour autant négliger le rôle des migrations successives et l'action du métissage, dont l'effet a pu apparaître plus ou moins précocement.

Europe

La paléanthropologie de l'Europe au Paléolithique supérieur semble reposer sur la différenciation de deux formes raciales fondamentales, à partir desquelles dérivent la plupart des autres types classiquement décrits qui résultent de variations géographiques particulières issues de spécialisations locales ou de croisements entre les deux stocks raciaux primitifs. Les caractères d'un tel métissage font apparaître soit un véritable mélange de particularités, soit une prédominance à divers degrés de tel ou tel trait subspécifique des formes initiales.

★ *Race de Combe-Capelle.*

Ce vieux type humain fossile, qui représente la forme *sapiens* la plus ancienne d'Europe, a été défini sur un squelette mis au jour en 1909 au roc de Combe-Capelle (Dordogne). Il avait fait l'objet d'une sépulture intentionnelle et fut découvert avec une industrie datée du Périgordien inférieur.

Ce type présente une stature moyenne (1,63 m) ; des membres à l'ossature grêle font apparaître, contrairement à ce qui s'observe chez les Hommes de Néandertal, un allongement marqué de l'avant-bras et de la jambe par rapport au bras et à la cuisse : cette tendance à l'allongement du segment distal est un fait qui se retrouve d'ailleurs souvent chez les Hommes du Paléolithique supérieur. Le crâne offre à la fois des caractères plutôt archaïques (front fuyant, effacement des bosses pariétales, menton peu accusé, occlusion dentaire en bout à bout) et des caractères accusant une structure crânienne très évoluée, plus évoluée même à certains égards que celle des Hommes de Cro-Magnon (écaille occipitale régulièrement arrondie, bascule de la région occipitale vers le bas amenant la protubérance médiane nettement au-dessous du plan porio-orbitaire, voûte crânienne élevée, etc.). La face est haute, orthognathe, pourvue d'une ouverture nasale plutôt large et d'orbites de hauteur moyenne.

Les caractères anthropologiques de la race de Combe-Capelle se retrouvent, de façon plus ou moins accusée, chez d'autres formes du Paléolithique supérieur *(Grimaldi, Chancelade)*, pour ce qui est des proportions des membres, de la forme ovoïde du crâne, du contour arrondi de l'occiput. Elle évoque le crâne de l'*Abri Pataud* par



Musée de l'Homme - J. Oster

▲ Crâne du vieillard de Cro-Magnon (Néanthropien) découvert en 1868 dans la grotte de Cro-Magnon aux Eyzies en Dordogne. Les Hommes de Cro-Magnon vivaient au Pléistocène supérieur, soit vers — 40 000 à — 35 000 ans; sur le plan physique, cet **Homo sapiens** ***diffère assez peu des Hommes actuels.***

la voussure du crâne, par la verticalité des plans pariétaux, par la hauteur moyenne des orbites et par la faible saillie mentonnière. Elle présente surtout des ressemblances avec les Néanthropiens d'Europe centrale, principalement avec les crânes de *Brno* (Bohême) et de *Predmost* (Moravie) ainsi que, dans une certaine mesure, avec les deux crânes d'*Obercassel* (Allemagne). Les traits combecapelliens semblent se prolonger après le Pléistocène supérieur chez certains squelettes mésolithiques proto-méditerranéens de *Mugem* (Portugal) et de Palestine (Natoufiens).

★ *Race de Cro-Magnon.*

Les Hommes de Cro-Magnon ont laissé des traces abondantes de leur existence, de leurs conditions de vie (habitat, parures, déchets de cuisine) ainsi que de leurs activités techniques et artistiques, dont les peintures rupestres, les os gravés et les statuettes d'ivoire (vénus) nous offrent des exemples parfois surprenants.

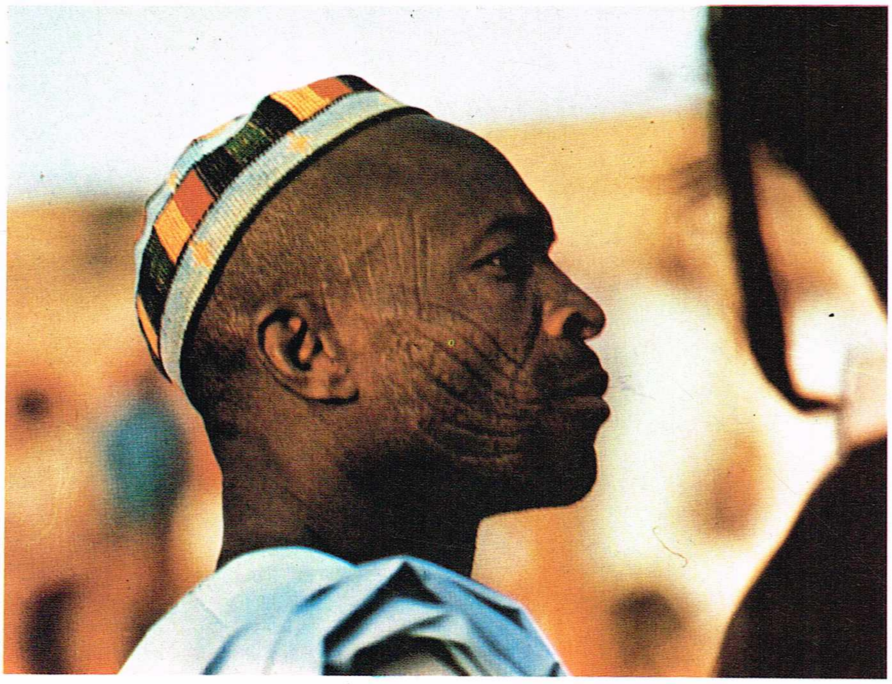
Les Hommes de Cro-Magnon furent découverts en 1868 dans l'abri sous roche du même nom aux *Eyzies* (Dordogne). D'autres squelettes, mis au jour entre 1870 et 1902 dans les grottes des *Baoussé Roussé* sur le littoral des Alpes-Maritimes, ont permis une diagnose assez complète de ce type. Leurs squelettes donnent l'impression d'une certaine vigueur, que rendent encore plus apparente la haute stature, laquelle dépasse 1,80 m chez les formes du midi de la France, la massivité des extrémités des os longs et le modelage de la plupart des os. Le crâne cérébral est volumineux (la capacité crânienne peut dans certains cas atteindre 2 000 cm^3) et allongé, notamment par la région occipitale, qui forme un chignon. Celle-ci contraste avec une face peu élevée, pourvue d'une ouverture nasale étroite, d'orbites basses et rectangulaires, de fosses canines très déprimées et d'un menton particulièrement saillant, autant de traits différents de ceux de la race de Combe-Capelle.

Les caractères cro-magnoïdes se sont maintenus pendant toute la durée du Paléolithique supérieur sur la plupart des restes humains européens *(Abri Pataud, Solutré, La Madeleine, Les Hoteaux, Le Placard)*. Ils ont persisté chez les formes postpaléolithiques de *Culoz, Ofnet, Stangenäs, Hengelo*, etc., et ont même atteint des périodes récentes (*Guanches* des Canaries), voire l'époque contemporaine.

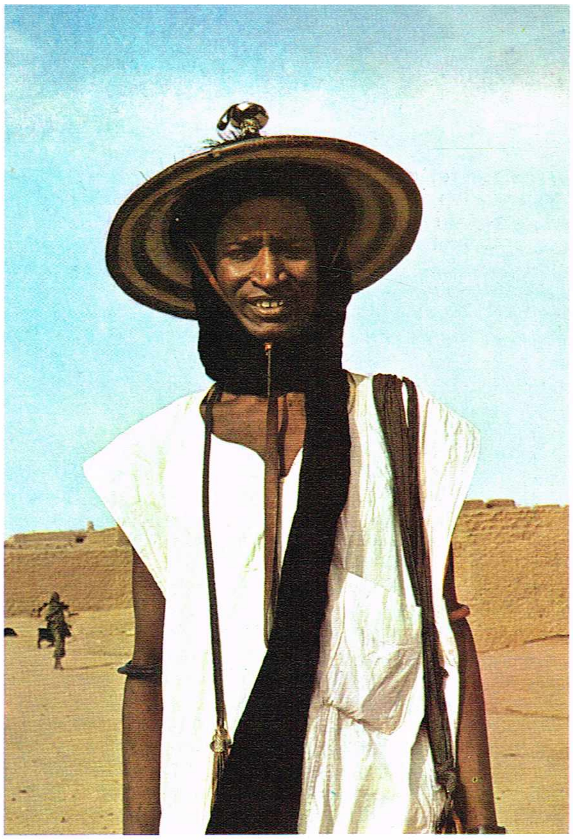
Variations régionales de ces deux races fondamentales

Les limites de la variabilité des caractères ostéologiques des Hommes de Combe-Capelle et de Cro-Magnon, ainsi

◀ Page ci-contre, en bas crâne d'un Néandertalien masculin adulte, découvert en 1908 à la Chapelle-aux-Saints en Corrèze.



J.-L. Heim



J.-L. Heim

▲ ***Deux exemples de** la* **race mélano-africaine :** *à gauche, un homme* **de type soudanais** *(Agadès-Niger), à droite, un homme* **de type peul** *(Niger).*

que les possibilités de métissage existant entre elles, semblent être la cause d'une certaine diversification de l'humanité au cours du Paléolithique supérieur. Certains types locaux, souvent élevés au nom de races, ont pu être décrits. Parmi ceux-ci on connaît plus particulièrement :

— *le type de Grimaldi,* caractérisé par une stature n'excédant pas 1,60 m, une ouverture nasale élargie, une hyperdolichocéphalie, une face basse et large, un prognathisme marqué et certains traits classiquement considérés comme ayant des affinités négroïdes ;

— *le type de Chancelade,* qui offre des affinités indiscutables avec Combe-Capelle en ce qui concerne la forme générale du crâne, la stature et les proportions corporelles. Il présente toutefois des caractères propres, tels que la largeur des pommettes, l'orthognathisme parfait et la présence d'une voûte crânienne carénée, qui l'ont fait pendant un temps considérer à tort comme le représentant d'une population protomongoloïde. Le type de Chancelade se retrouve chez les Hommes de *Sorde-l'Abbaye,* du *roc de Sers,* de *Bruniquel,* de *Saint-Germain-la-Rivière,* de *Cap-Blanc,* datant généralement de l'époque magdalénienne. Ses caractères se sont maintenus chez les dolicho-mésocéphales de *Téviec,* de *Hoedic* et de *Kauferstberg.*

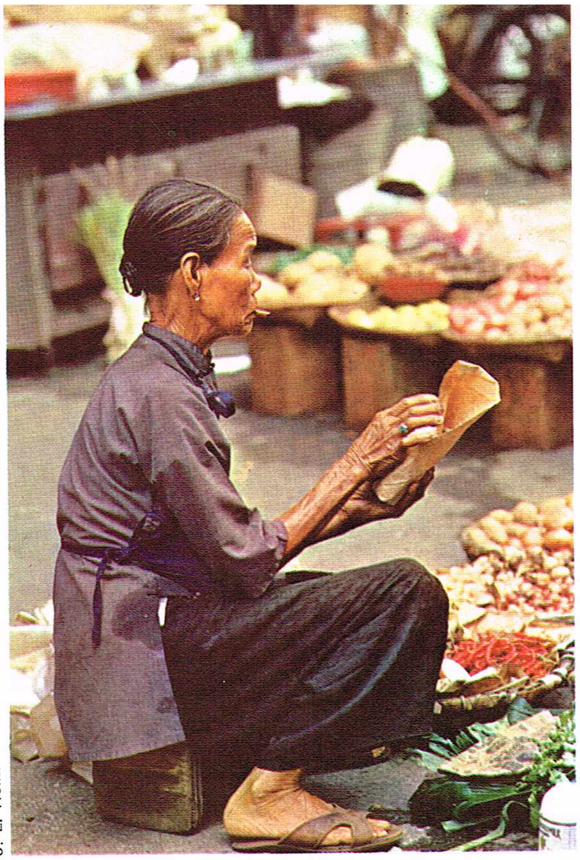
Afrique

Les restes humains correspondant au Pléistocène supérieur d'Afrique semblent plus récents que ceux d'Europe. Si les caractères relevés sur certains d'entre eux préfigurent indiscutablement quelques populations actuelles, d'autres paraissent au contraire avoir disparu progressi-

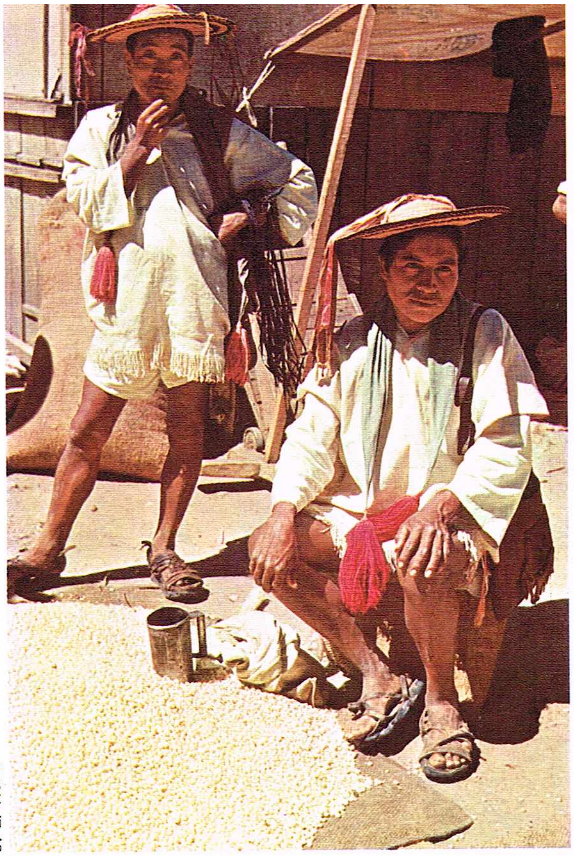
R. Heim



▶ ***Un groupe de Pygmées Babingas de la région de la Lobaye (République centrafricaine) ; ces Pygmées appartiennent à la** race négrille.*



J.-L. Heim



J.-L. Heim



J.-L. Heim

▲ ***Trois types représentatifs du groupe des races jaunes :*** ***à gauche***, **race mongole :** ***ici, une femme chinoise de Singapour;*** ***au milieu,*** **race amérindienne :** ***des Indiens Zinacantan du Mexique;*** ***à droite***, **race indonésienne :** ***une femme Minangkebau de Sumatra.***

vement sans engendrer les types humains présents actuellement dans les mêmes régions et qui proviennent plutôt d'apports extérieurs.

Maghreb. Le type de *Mechta-Afalou-Taforalt* offre des affinités avec la race de Cro-Magnon, dont il pourrait dériver. Chronologiquement, ces formes datent de la fin du Paléolithique supérieur et du début des temps mésolithiques (Épipaléolithique).

Afrique orientale. Les restes humains de *Gamble's Cave* (Oldoway, Tanzanie) s'apparentent aux populations actuelles de la région (Nilotiques, Massaï) par leur grande stature (1,80 m), leur dolichocéphalie prononcée et leur face haute et étroite.

Afrique orientale. A la race de *Boskop* (Transvaal) se rapportent les restes humains de *Springbock Flats*, de *Fish Hoeck*, de *Matjes River*, de *Tzitzikama* et d'*Otjiseva*, chez lesquels des caractères cro-magnoïdes s'associent à des traits « protoboschimans ».

Les caractères « australoïdes » présents actuellement chez les aborigènes d'Australie ont été relevés pour la première fois sur des crânes de *Cape Flats* (Capetown) et de *Florisbad* (Orange).

Asie

Les caractères squelettiques des races jaunes actuelles apparaissent dès le Paléolithique supérieur sur les sujets fossiles de la grotte supérieure de Choukoutien (Chine), au-dessus des niveaux qui avaient livré les Sinanthropes. Toutefois, à l'élargissement des pommettes s'ajoutent un front plus fuyant, une dolichocéphalie marquée et un certain prognathisme alvéolaire témoignant d'un état moins différencié que celui des types actuellement représentés dans cette région du monde. Des exemplaires peu différents proviennent du Kwangsi et du Szechwan (Chine).

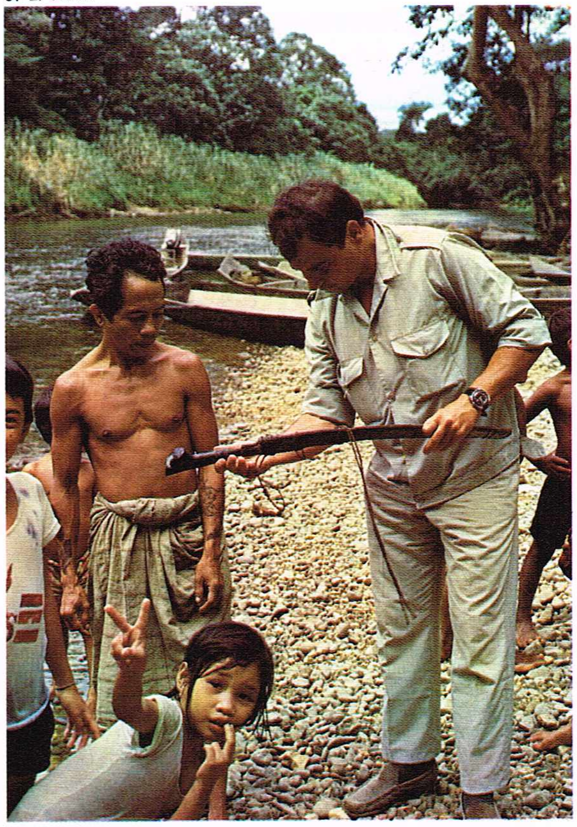
L'existence de formes australoïdes en Asie du Sud-Est et en Indonésie est corroborée par les caractères relevés sur les squelettes de *Wadjack* (Java) et les types, peut-être plus anciens, de *Niah* (nord de Bornéo), de *Talgaï*, de *Keilor* et de *Cohuna* (Australie), qui préfigureraient ainsi le peuplement aborigène de la grande île, effectué tardivement à la fin du Würmien à partir d'un centre sud-asiatique ou indonésien.

Amérique

Selon Bryan, l'arrivée de l'Homme en Amérique remonte à 40 000 ans, estimation qui paraît certainement excessive en raison du faible nombre de restes humains véritablement anciens recueillis au Nouveau Monde. Cependant, il semble que des populations asiatiques protomongoloïdes aient pu traverser, il y a au moins 15 000 ans, le détroit de Behring, alors exondé. Par la suite, d'autres groupes humains en provenance d'Indonésie ou d'Asie du Sud-Est ont pu rejoindre le continent américain pour s'y fixer et s'adapter de la sorte à de nouvelles conditions d'environnement. On connaît en effet plusieurs sites et de nombreux documents archéologiques attestant l'existence de cette vieille occupation humaine, qui se déroula à une époque sensiblement contemporaine de notre Paléolithique supérieur final et du Mésolithique. Les restes humains associés à ces divers gisements diffèrent très peu des Indiens actuels : c'est pourquoi on les qualifie de *Proto-Amérindiens*.

En résumé, c'est à la fin de l'époque mésolithique que les principaux groupes anthropologiques de l'Europe se sont peu à peu mis en place. En revanche, les races noires semblent s'être différenciées plus tardivement sur le sol africain, alors que les Australoïdes, les Mélanodermes d'Océanie et les Jaunes dans leur ensemble résulteraient d'une spécialisation plus précoce.

J.-L. Heim



◀ ***Les Dayaks de Bornéo, appartenant à la race indonésienne, sont caractérisés par une petite stature.***

La diversité humaine

La thèse monophylétique dont les pages précédentes ont fait rejaillir tout l'intérêt puisqu'elle propose la seule explication véritablement fondée de l'évolution humaine, se confirme dans le fait que tous les Hommes actuels relèvent d'une seule et unique entité taxonomique, *Homo sapiens sapiens*.

L'unité de l'espèce humaine repose sur la communauté de structure physique et psychique de tous ses représentants, et sur leur interfécondité qui s'exprime non seulement par la production d'hybrides féconds mais également par l'apparition de groupes mixtes ou intermédiaires.

Bien qu'appartenant à la même espèce, tous les Hommes ne sont pas identiques les uns aux autres et diffèrent par de nombreux caractères, transmis héréditairement de génération en génération, dont les fréquences varient d'une manière plus ou moins significative d'un groupe à l'autre. Un tel polymorphisme intra-spécifique n'est d'ailleurs pas exclusif à l'espèce humaine : dans toutes les espèces du règne animal (et végétal) il existe des variétés dont l'apparition a pu être favorisée par un état d'isolement particulier, par un contexte écologique défini ou par un taux de mutations plus élevé dans une région que dans une autre, par suite de l'action particulièrement importante des processus de sélection. Il est inutile de rappeler l'importance que revêtent ces variétés dans un but économique ou esthétique (élevage, agriculture, plantes et animaux d'agrément).

Dans le cas de l'espèce humaine, on a coutume de désigner sous le nom de *races*, terme que l'on pourrait d'ailleurs remplacer plus justement par types géographiques, un groupement naturel d'individus présentant un ensemble de caractères physiques, physiologiques, pathologiques, biochimiques ou écologiques communs dont la fréquence des gènes conditionnant ces caractères demeure transmise de génération en génération suivant des règles bien définies, lesquelles constituent les lois de la génétique.

La notion de race appliquée à l'espèce humaine est donc une notion essentiellement biologique. Elle ne saurait se distinguer des autres règles de la nomenclature zoologique si on ne l'avait trop souvent mal interprétée ou si elle n'avait donné lieu à de fâcheuses confusions et même à de dramatiques méprises. On ne doit en aucun cas confondre la *race* avec l'*État* qui est une formation politique soumise à des lois et à un gouvernement uniques, ni encore moins avec la *nation*, groupement d'hommes qui habitent un même territoire et ayant en commun des intérêts, une histoire, une religion ou une langue, et quelquefois même une unité raciale. Par *population*, on entend une association d'individus composant une catégorie sociale (population ouvrière) ou démographique (urbaine, rurale, insulaire...). Enfin, on ne saurait confondre race et *ethnie*, cette dernière faisant appel à une communauté de caractères culturels, linguistiques, religieux, c'est-à-dire à une civilisation. Par exemple, les Slaves, les Germains et les Latins représentent chacun une civilisation, une entité linguistique et non pas raciale. De même, on parlera de langues aryenne, dravidienne, sémite, hamite, bantoue et non pas de races. Toutefois, dans certains cas particuliers (isolement géographique, événements historiques, circonstances économiques), l'ethnie, la religion et la race peuvent se superposer très étroitement (Australiens, Négrilles, Boschimans, Esquimaux et certaines populations autochtones insulaires). De telles circonstances tendent de plus en plus à disparaître. En effet par suite d'événements politiques et historiques, de nécessités économiques et culturelles, les relations interhumaines ont provoqué un phénomène d'*hétérosis* (éclatement des isolats) tendant vers une *panmixie* par laquelle les groupements démographiques en perpétuelle évolution ont depuis bien longtemps déjà dépassé leur simple cadre racial.

Les caractères qui définissent un individu ou un groupe d'individus supposés appartenir à une même entité raciale se divisent schématiquement en deux types.

— *Les caractères acquis* apparaissant sous l'effet du milieu, c'est-à-dire du climat, des habitudes, de l'alimentation, des structures sociales. Ces caractères, qui varient avec les conditions de l'environnement, n'apparaissent d'une génération à l'autre que si ces conditions sont maintenues.

— *Les caractères héréditaires* sont transmis d'une génération à l'autre quelles que soient les conditions du milieu. Ce sont les seuls caractères qui intéressent l'anthropologue et qui permettent de regrouper les Hommes dans une classification définie.

Ces caractères permettent de mieux comprendre les particularités profondes des groupes humains naturels et d'en expliquer, dans une certaine mesure, les traits sélectifs et adaptatifs. Certains caractères héréditaires définis par un petit nombre de gènes sont particulièrement indiqués pour comparer les groupes raciaux et pour analyser leur propre évolution. De tels caractères supposent qu'on en connaisse la fréquence au sein d'une population (phénotype) et par conséquent d'en déduire leur fréquence génique. C'est ainsi que l'on accorde une place importante à l'étude des groupes sanguins, des protéines sériques, des enzymes cellulaires et plasmatiques (caractères sérologiques et biochimiques), à la sensibilité à diverses substances (primaquine, phénylthiocarbamide), aux empreintes digitales et palmaires (dermatoglyphes) ou encore à certains états pathologiques dont la fréquence semble spécifique d'une population donnée (trachome, thalassémie, sicklémie, trypanosomiases, kuru, polyostéochondrite...).

Cependant, la plupart des caractères (pigmentaires, dimensionnels, histologiques, morphologiques) sur lesquels portent les diagnoses raciales les plus généralement employées résultent, non pas d'un simple gène, mais de l'effet cumulatif de plusieurs, dont le mode de transmission est beaucoup plus difficile à connaître que celui des caractères précédents. La fréquence des gènes, dont dérivent les caractères polymériques, ne peut alors être connue avec précision. D'autre part, la variabilité des combinaisons peut rapprocher phénotypiquement des populations offrant un génome différent. De ce fait, le même gène peut faire apparaître des caractères dissemblables chez deux ou plusieurs populations différentes alors que le même phénotype peut résulter d'une autre combinaison de gènes.

Ainsi le problème des regroupements et des affinités intra-spécifiques apparaît-il bien plus complexe en réalité que ne le laissent supposer les diverses *classifications des races* ayant pu être proposées.

Il semble que les Hommes aient depuis les temps les plus reculés pris conscience de leur hétérogénéité, car ils se sont efforcés à maintes reprises de diviser leur propre espèce en catégories distinctes. C'est ainsi que les anciens Égyptiens avaient reconnu au sein des populations voisines de la Méditerranée orientale un certain nombre de groupes à la morphologie différente (peintures représentant l'arrivée des Sémites à Beni-Hassan, vers 1900 avant J.-C.). C'est au XVIII[e] siècle avec Linné que les classifications acquirent une valeur plus scientifique. Afin de les établir, les savants ont fait appel aux caractères morphologiques car c'étaient les seuls caractères qui pouvaient servir de références et dont les seules différences ou analogies semblaient suffisantes pour établir des groupements : couleur de la peau (Linné), forme de la tête (Blumenbach, Dixon), profil facial (Camper, G. Saint-Hilaire), forme et texture des cheveux (Haeckel, Deniker, Haddon), forme du nez (Topinard), groupes sanguins (Wiener), etc.

Si toutes ces classifications eurent le mérite d'approfondir la connaissance des variations de l'espèce humaine, elles demeurent toujours arbitraires et insuffisantes en raison du nombre considérable de types intermédiaires, alors que le pourcentage d'individus répondant véritablement au type racial proposé est réellement très faible, voire même souvent exceptionnel. En effet, le brassage et le mélange des populations se sont accrus à mesure que le progrès créait de nouveaux besoins et perfectionnait les techniques et les moyens de transport. Lorsque le mélange dépasse le cadre restreint de l'*isolat*, il se produit un *métissage* se soldant par une atténuation plus ou moins prononcée des caractères pris pour référence, une augmentation de la diversité génétique, une sélection naturelle ou démographique plus rapide, une élévation du taux de mutation et une augmentation de la marge d'adaptation. On comprend alors aisément qu'une classification fondée essentiellement sur la présence de caractères arbitrairement choisis ne soit plus en mesure de répondre à l'image exacte de la population, compte tenu de ses variations qui parviennent bien souvent à chevau-

▶ ***Page ci-contre, tableau de la répartition géographique et des caractères morphologiques des différentes races humaines.***

LES RACES HUMAINES (J.-L. Heim)

Groupes raciaux	Continents	Races	Types	Répartition géographique	Stature¹	Tête²	Face	Nez	Cheveux	Yeux	Peau	Groupes sanguins	Caractères morphologiques divers
GROUPE DES RACES BLANCHES	EUROPE	nordique		Scandinavie, pourtour des mers du Nord et Baltique	G	D et M	allongée	étroit	clairs	clairs	claire	Le groupe O l'emporte nettement sur les autres (50 à 75 %) Le groupe B est le plus rare (0 à 25 %)	corps élancé
			dalique	Allemagne, Lorraine, sud de la Suède		M et B	large						corps moyennement trapu
		est-européenne		Europe orientale	SSM et M	B	large à pommettes saillantes	court et large à dos concave	foncés ou châtains	foncés ou clairs			corps trapu
		alpine	alpin continental	Europe centrale et orientale		B	large						
			lapon	nord de la Scandinavie	P	TB	très large						corps moyennement élancé
		dinarique		Balkans, Carpates	SRM ou G	B	allongée	proéminent et convexe		foncés			corps massif, obésité fréquente, pilosité marquée — lèvres minces
	ASIE			de l'Asie Mineure au Pamir				rectiligne					
		anatolienne	arménoïde	sud de l'U.R.S.S., nord de la Palestine		TB		convexe			mate		lèvre inférieure éversée
		touranienne		Turkestan, Oural, Pamir et Crimée	M	TB	très large à pommettes saillantes	parfois concave		foncés et parfois étirés			présence de caractères mongoloïdes
	EUROPE - ASIE AFRIQUE	méditerranéenne	atlanto-méditer.	divers points de France et d'Espagne	M	M			foncés				lèvres fines
			ibéro-insulaire	îles et côtes européennes de la Méditerranée	SSM ou M	D	allongée	droit et fin		foncés			lèvres souvent charnues
			saharien	Afrique du Nord, Canaries et Sahara	SRM ou G	M, D, TD		droit ou busqué					épaules étroites, structure longiforme, membre inférieur relativement allongé pilosité faible
			sud-oriental	Moyen-Orient, Arabie, Égypte	SRM et M	TD	allongée et étroite	fin et étroit		foncés en amande	brune		
			indo-afghan	Iran, sud Afghanistan, Inde				large		foncés	très brune		
	ASIE	aïnou		nord du Japon, Sakhaline et Kouriles	P	D	large à pommettes saillantes	droit ou concave	noirs	noirs	claire		corps trapu, forte pilosité
GROUPE DES RACES JAUNES	OCÉANIE - ASIE	paléo-sibérienne		Sibérie du Nord-Ouest et de l'Est	P ou SSM	M et D tête basse	aplatie	moyen	noirs ou châtains lisses ou ondulés	obliques	claire	Augmentation du groupe B (10-20 %)	pilosité faible, caractères mongoloïdes assez peu accusés
		nord-mongole		steppes et plateaux d'Asie orientale et septentrionale	SSM	B tête basse	aplatie avec pommettes saillantes	déprimé à la racine		œil mongolique	jaunâtre		pilosité faible, barbe développée
		centro-mongole		Asie orientale et méridionale	SSM	M	moins plate	parfois saillant	lisses et raides	œil à peine mongolique			caractères mongoloïdes moins accusés
		sud-mongole		régions tropicales du sud-est de l'Asie, Japon, Tibet, Malaisie	P et SSM	B	arrondie et prognathe	large		bride mongolique inconstante	jaune-brun		corps grêle
			deutéro-malais	régions côtières de Malaisie	SSM	métissage avec la race indonésienne							
		indonésienne		régions montagneuses d'Indonésie	P	M	losangique et pommettes saillantes	souvent aplati	lisses ou ondulés	rectilignes	blanc cuivré ou brun clair		caractères mongoloïdes atténués ou mal différenciés, métissage avec les Veddas, Négritos ou Mongols, lèvres épaisses
		polynésienne		archipels polynésien et micronésien	G	B rarement D	losangique, pommettes saillantes parfois	droit et saillant			olivâtre ou brunâtre		pilosité réduite, hanches larges, tendance à l'obésité
	AMÉRIQUE	esquimau		côtes des terres boréales	P ou SSM	D ou M tête carénée	ovale, pommettes parfois saillantes, mâchoires massives	moyennement large	noirs et raides	bride mongolique souvent présente	brun jaunâtre	Grande fréquence de O (80 à 100 %)	corps trapu, membres courts
		amérindienne	nord-pacifique	ouest de l'Amérique du Nord	SRM	B	large avec pommettes saillantes	« en bec d'aigle »			blanc jaunâtre ou brun clair		pouls lent, corps trapu, pilosité faible, incisives supérieures spatulées
			nord-atlantique	est de l'Amérique du Nord	SRM et G	M							
			sud-pacifique	Amérique centrale, ouest de l'Amérique du Sud	P	B	large	moyennement large			brune		lèvres épaisses, corps moins lourd
			sud-atlantique	Antilles, est de l'Amérique du Sud		M	ovale avec pommettes saillantes	droit	longs, droits ou ondulés	œil non mongolique	jaune-brun		aspect mongoloïde atténué
			Indiens des pampas	partie méridionale de l'Amérique du Sud	GG	TB		saillant	épais				corps massif
			paléo-amérindien	extrême sud de l'Amérique	P	D	front bas prognathe	large	parfois ondulés	œil non mongolique	jaune-brun		caractères primitifs
GROUPE DES RACES NOIRES	AFRIQUE	mélano-africaine	soudanais	prairies et savanes d'Afrique occidentale	G et GG	D	moyennement large avec pommettes saillantes	moyennement large			très noire	Augmentation du groupe B (5 à 25 %)	corps élancé
			guinéen	le long du golfe de Guinée	M et SRM	D et M		large	courts et crépus	foncés	marron foncé		corps trapu, membres inférieurs courts, thorax développé
			congolais	forêt équatoriale	SSM et M	M	basse et large, pommettes saillantes, prognathe	très large			brun foncé		corps trapu, mollet apparent, pilosité forte, lèvres éversées
			nilotique	Haut-Nil	G, GG et GGG	TD	longue et orthognathe	large	très crépus		très noire		corps élancé
			sud-africain	Afrique du Sud et une partie de Madagascar	SRM	D	prognathisme modéré		crépus	foncés	brune		trapu, bassin large
		éthiopienne		Afrique orientale	M et SRM		allongée	étroit et saillant	ondulés ou frisés		brun cuivré		corps élancé, lèvres minces, nez peu large
		négrille		forêt équatoriale d'Afrique centrale	PP	D et M	large et pommettes saillantes	très large et épaté	crépus	grands et étirés	brun jaunâtre		pilosité développée, corps trapu, glandes sudoripares et sébacées développées
		khoisan	boschiman	désert du Kalahari	P	M	aplatie avec des pommettes saillantes	large	« en grain de poivre »	étroits et obliques	jaune cuir ou brun foncé		corps gracile, pilosité nulle, stéatopygie, disposition particulière des organes génitaux
			hottentot	steppes sud-africaines	SSM	D		moins large					
	ASIE	mélano-indoue		Inde et Ceylan	SSM	D	fine	droit et mince	bouclés		foncée		menton saillant, lèvres charnues
	OCÉANIE	négrito		Philippines, Andaman, presqu'île de Malacca	PP	B ou M tête courte	arrondie	large et saillant	crépus	foncés	chocolat		pilosité faible, corps bien proportionné
		mélanésienne	proprement dit	Mélanésie, Nouvelle-Guinée, Tasmanie et Nouvelle-Calédonie	SSM et M	D	massive et prognathe, bourrelet sus-orbitaire	très large	crépus et longs dits « en vadrouille »		brun foncé		corps trapu, lèvres épaisses, menton fuyant
			papou (pseudo-sémite)	nord-est de la Nouvelle-Guinée	SRM		allongée	saillant et convexe					structure plus fine
RACES AUSTRALOÏDES	OCÉANIE - ASIE	vedda	vedda proprement dit	est de Ceylan	P	D	basse et large, front fuyant	large à racine déprimée	foncés, longs ou ondulés	foncés	brun foncé	B pratiquement nul	barbe et pilosité réduites, menton fuyant
			veddoïde	Deccan, plaine du Gange		D ou M	allongée				brun clair		
		australienne	australe	Australie	M	D voûte basse	arcades sus-orbitaires proéminentes	aplati à racine enfoncée	noirs frisés ou ondulés	foncés	brun clair ou chocolat		barbe et pilosité développées, lèvres épaisses, corps élancé, jambes longues

¹ Statures. - PP : très petites (de 1,25 m à 1,49 m); P : petites (de 1,50 m à 1,59 m); SSM : sous-moyennes (de 1,60 m à 1,63 m); M : moyennes (de 1,64 m à 1,66 m); SRM : surmoyennes (de 1,67 m à 1,69 m); G : grandes (de 1,70 m à 1,79 m); GG : très grandes (de 1,80 m à 1,99 m); GGG : géantes (au-delà de 2 m).

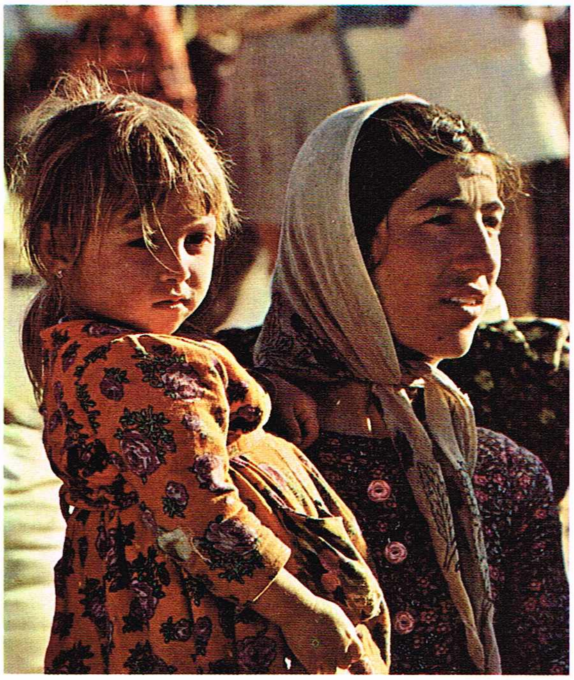
² Tête (indice céphalique). - TD : très dolichocéphales; D : dolichocéphales; M : mésocéphales; B : brachycéphales; TB : très brachycéphales.



J.-L. Heim



J.-L. Heim



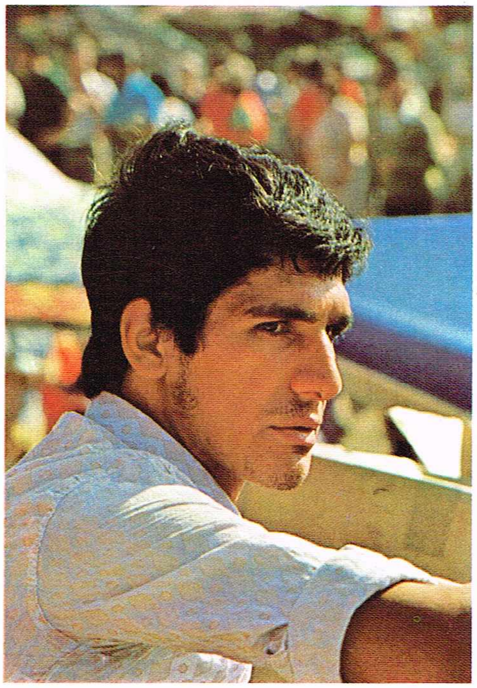
J.-L. Heim

▲ ***Quelques représentants*** **du groupe des races blanches :** ***à gauche :*** **race nordique :** ***un couple de mariés norvégiens;*** ***au milieu,*** **race dinarique :** ***un joueur de flûte crétois;*** ***à droite,*** **race anatolienne :** ***une femme et une fillette d'Anatolie centrale.***

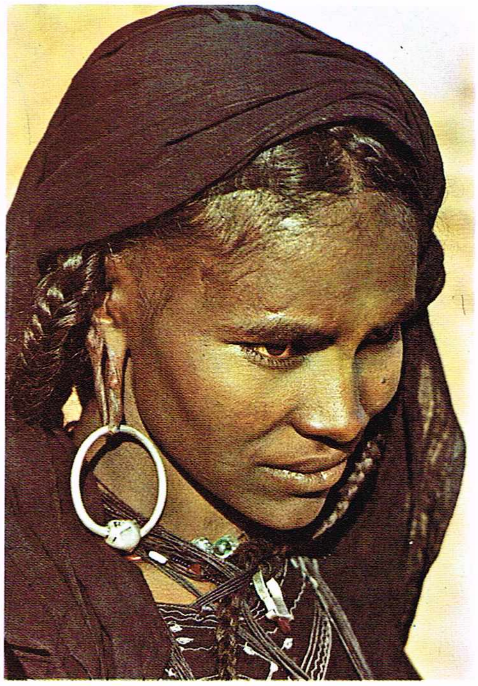
cher celles de groupes supposés relever d'une autre entité raciale. La classification aboutit en fin de compte à la représentation sous forme d'un « modèle » de l'élément type de chaque catégorie raciale. Encore est-il indispensable que celui-ci représente bien le terme moyen d'un nombre suffisamment élevé de sujets choisis parmi ceux qui offrent l'image la plus conforme à la description proposée. Dire par exemple que les Nordiques sont de grands dolichocéphales blonds aux yeux bleus, n'est valable que pour une certaine partie du groupe; de nombreux Nordiques ont en effet subi par suite d'un métissage avec les aires anthropologiques voisines des transformations qui ont diminué leur taille ou coloré leur pigmentation (métissage avec les Lapons au Nord, avec les Alpins au Sud et à l'Ouest).

La notion de classification raciale doit donc être admise avec une certaine réserve. Il faut se représenter une race humaine, non seulement comme une « variation de l'espèce fixée par l'hérédité » (Marcellin, Boule), mais comme une entité anthropologique capable de se transformer continuellement, de s'accroître ou de disparaître.

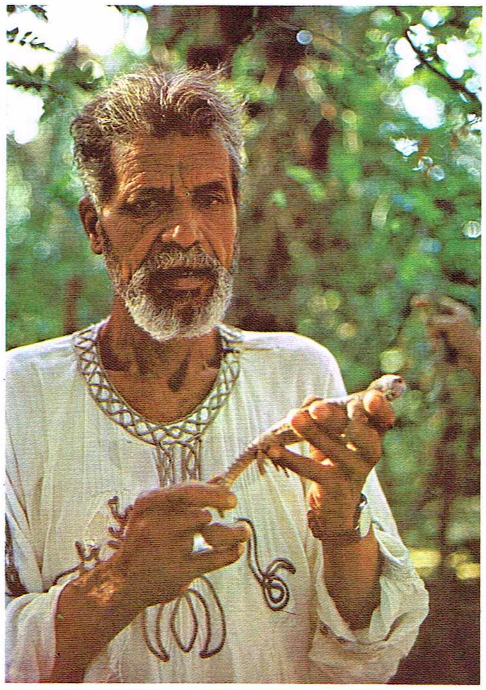
Si nous considérons le passé paléontologique de l'Homme, on peut constater que les espèces fossiles étaient déjà différenciées en races distinctes : les Néandertaliens classiques, les Paléanthropiens de Palestine, les Hommes du Djebel Irhoud représentaient bien autant de races d'*Homo sapiens neandertalensis*. Les Hommes de Cro-Magnon, de Combe-Capelle, de Choukoutien, de Wadjack, de Boskop étaient les témoignages évidents d'une diversité raciale de l'*Homo sapiens sapiens* fossile avant même l'apparition des types actuels, dont ils sont peut-être les ancêtres, ou dont les traits de ressemblance n'expriment que de simples convergences favorisées par un même contexte écologique ou par une origine géographique commune. Ce n'est véritablement qu'à partir du Mésolithique (— 10 000 ans), avec l'augmentation et la dispersion des effectifs humains, que les races actuelles se sont diversifiées en Blancs, Noirs, Jaunes et Australoïdes. Cette floraison raciale n'est point encore totalement achevée sur toute la surface du globe puisqu'il existe encore des groupes qui ne peuvent être classés dans aucune de ces quatre grandes catégories anthropologiques.



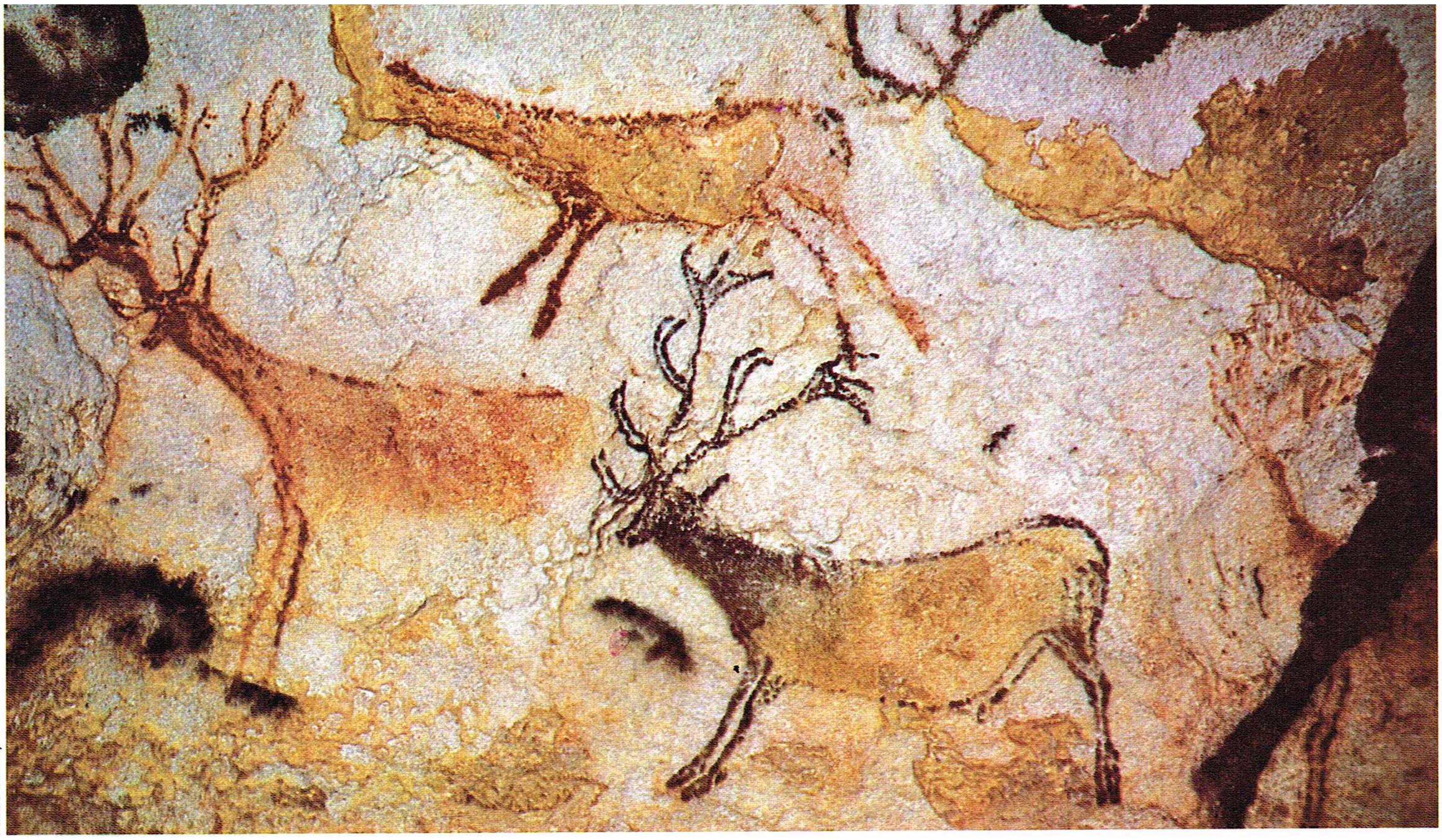
J.-L. Heim



J.-L. Heim



J.-L. Heim



▲ *Un exemple de l'art pariétal au Paléolithique : le panneau « des cinq cerfs » de la grotte de Lascaux (Dordogne).*

LA PRÉHISTOIRE

Le terme « Préhistoire » apparaît en 1877 dans le supplément au Dictionnaire de la langue française de Littré. Elle y est définie comme l'« histoire de l'homme avant le temps où l'on a des documents ou traditionnels ou écrits ». Cette phrase mérite exégèse. Elle fait du mot préhistoire une manière de contresens : l'histoire étant fondée sur l'existence de textes intelligibles pour nous, une préhistoire, privée par définition de ces textes, est inconcevable en tant que science historique. Seule la forme adjective est correcte : il y a bien une période, des temps, des hommes, des civilisations, une archéologie préhistoriques. C'est d'ailleurs cette forme qui fut la première et d'abord la seule employée, ayant été préférée à « antéhistorique », assez peu euphonique et susceptible de deux acceptions. Prise substantivement, cette forme adjective a connu quelque faveur : *Le préhistorique* fut le titre d'un manuel de Gabriel de Mortillet, maintes fois réédité. De bons esprits souhaitaient enfin confiner la préhistoire dans l'étude de la période immédiatement antérieure à l'histoire, que nous appelons aujourd'hui protohistoire : c'est une exagération en sens contraire qui l'a trop souvent emporté.

Du jour où le préhistorique envahit la période antédiluvienne, cette remontée dans le temps ne connut plus de limite raisonnable, et une confusion tenace s'établit, au moins dans le public non averti, c'est-à-dire l'immense majorité de nos contemporains, entre *temps préhistoriques* et *époques géologiques*.

Même si la minorité des Hommes instruits limite les temps préhistoriques à la période géologique où l'existence de l'Homme est attestée, c'est-à-dire à l'Ère quaternaire, une confusion non moins regrettable, car elle trouble une partie du monde savant et même certains « préhistoriens », est manifeste entre préhistoire et « études du Quaternaire » : elle revient très exactement à prendre la partie pour le tout. Les études préhistoriques ne sont qu'une manière d'aborder les problèmes du Quaternaire, et la préhistoire ne recouvre qu'un secteur de ceux-ci. Ce n'est point l'affaire du préhistorien, et il n'y est généralement pas préparé, d'étudier en eux-mêmes les phénomènes géologiques et le milieu biologique dont l'Homme a été le témoin pour nous muet. L'étude des glaciations, des variations du niveau marin, la sédimentologie, la paléontologie végétale, animale et humaine, requièrent autant de spécialistes. Cependant, bien plus que l'historien, le préhistorien a besoin de connaître le milieu qui entoura les premiers hommes. Si, pas plus que l'historien, il ne saurait être également géographe, climatologiste, pédologue, botaniste, zoologiste, anthropologue, il doit être ouvert à ces sciences pour pouvoir utiliser judicieusement ceux de leurs résultats qui intéressent ses propres recherches. Qu'il leur offre les siens et en contrôle l'emploi est l'évidence même ; l'interdépendance des sciences n'exclut pas l'étroite spécialisation des chercheurs.

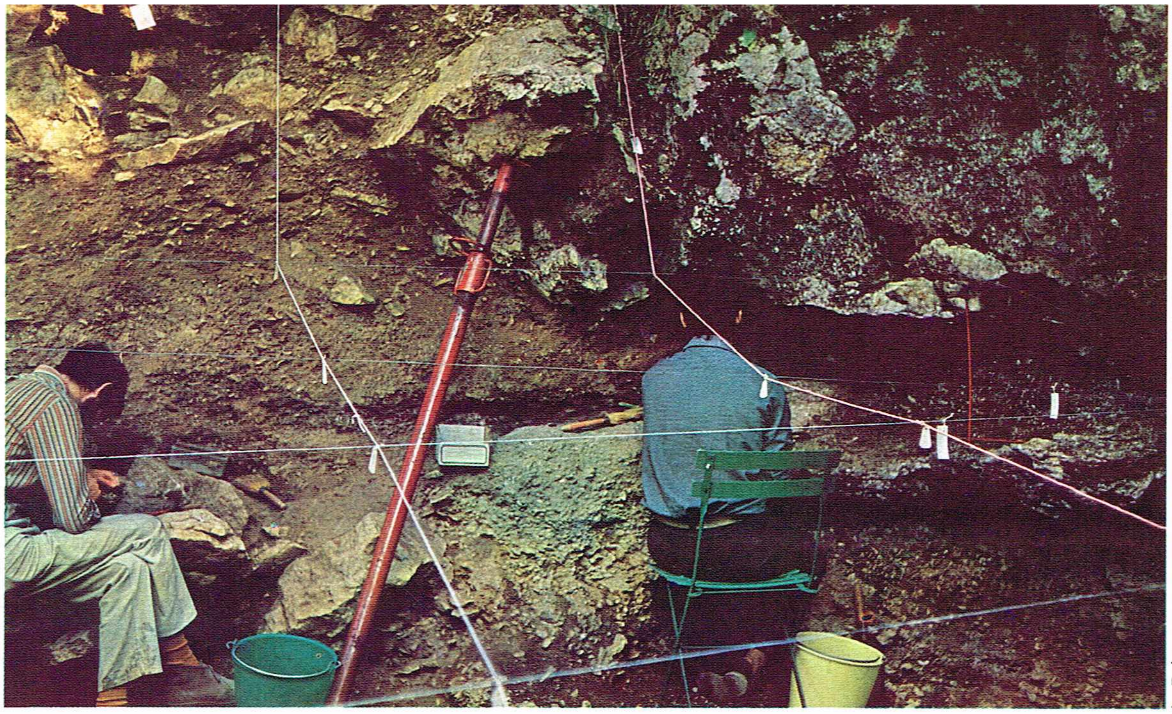
En énonçant que la préhistoire est l'histoire de l'Homme avant l'histoire des textes, Littré distinguait au fond, mais implicitement, deux sortes de sciences historiques : l'histoire naturelle et l'histoire événementielle. L'heureuse expression « histoire naturelle de l'Homme » avait précédé celle d'« anthropologie ». La série justement célèbre des *Matériaux pour l'Histoire primitive et naturelle de l'Homme* porte un titre qui aurait d'autant moins dû être abandonné que son complément : « et l'étude du sol, de la faune et de la flore qui s'y rattachent », constituait une définition parfaite dans le choix des termes et dans leur subordination de ce que doit être la recherche que nous appelons préhistorique, d'autres « palethnologique ».

L'usage consacra vite la forme adjective « préhistorique » aux dépens d'« antéhistorique ». Cependant, *paléo-ethnologie* ou plutôt, d'après la graphie italienne, *palethnologie* fut d'abord préféré à préhistoire pour désigner la science étudiant l'Homme préhistorique. Après Littré, le Dictionnaire des sciences anthropologiques parle d'archéologie préhistorique et de palethnologie, mais non de préhistoire. On doit faire quelques réserves sur cette dénomination, qui est en grande partie un faux sens. La méthode fondamentale de l'ethnologie est l'enquête. Elle est inapplicable aux humanités éteintes. Même dans le domaine le plus commun aux hommes fossiles et aux primitifs actuels : l'ergologie (l'étude des produits de l'industrie humaine), la conception ethnologique représente pour le préhistorien le plus souvent un idéal inaccessible. La qualification des objets y est fonctionnelle alors que la terminologie préhistorique, même si elle peut faire illusion par l'emploi de noms empruntés, souvent à la légère, à des objets dont ils définissent l'usage, est trop souvent celle de formes dont l'utilisation nous est inconnue. Pour ces raisons, la palethnologie ne se confond pas avec l'étude de la préhistoire. Elle n'en représente qu'une partie, un moyen d'aborder, d'éclairer certains problèmes préhistoriques et, bien rarement, de les résoudre.

Si ambigu que soit son nom, la préhistoire n'est ni un prolongement de l'histoire, ni un prolongement de l'ethnologie. Elle est en réalité une forme d'archéologie, tout simplement parce qu'elle se fonde sur des fouilles,

◀ *Page ci-contre, en bas trois représentants de la* **race blanche méditerranéenne :** *à gauche,* **type ibéro-insulaire :** *un Sarde ; au milieu,* **sous-race saharienne :** *une femme Touareg ; à droite,* **sous-race saharienne :** *un Tunisien.*

▶ *Le chantier des fouilles du gisement moustérien de La Cave (Vilhonneur, Charente) : le quadrillage visible ici permet de localiser exactement les différents restes (fouilles L. Balout).*



L. Balout

non sur des textes ou des enquêtes. L'archéologie préhistorique est même plus minutieuse, plus exigeante que celle des civilisations historiques : la fouille d'objets y est la règle et celle de monuments l'exception, car les structures humaines y sont plus sommaires, plus estompées, moins déchiffrables. Elle est privée, par définition, du secours des documents épigraphiques indispensables à la chronologie en archéologie classique; les impératifs de la stratigraphie y deviennent d'autant plus souverains que c'est sur celle-ci que repose presque totalement la chronologie relative des documents préhistoriques.

Ce lien de la préhistoire avec l'archéologie se manifeste encore par l'imprécision et la variabilité de leurs limites respectives. Nous appelons *protohistoire* l'étude des civilisations primitives qui ont pu être contemporaines de civilisations historiques, que celles-ci ont pu connaître, qui entraient en quelque sorte dans leur documentation ethnologique, sur lesquelles nous avons donc des textes étrangers déchiffrables (la Libye d'Hérodote, la Gaule de César, la Germanie de Tacite). Ce fut le cas de l'Égypte pharaonique avant Champollion et, longtemps après, des Étrusques et des Crétois. On garde espoir de sortir un jour de cet antichambre de l'histoire, de cette sorte de purgatoire, vers le paradis des études historiques. Nous réservons le terme de préhistoire à l'étude de ce qui est pour toujours en deçà d'une porte infranchissable : même si les Magdaléniens ont utilisé un rudiment d'écriture, ils ne livreront jamais de pierre de Rosette.

Les fouilles

La fouille archéologique est le moyen de récolter les documents préhistoriques. Complétée par les travaux de laboratoire, elle fournit au préhistorien ce qu'il lui appartient en propre d'étudier : *tout ce que la main humaine a ouvré,* du galet aménagé aux fresques de Lascaux, *tout ce qui nous informe sur la vie de l'Homme préhistorique,* sa civilisation matérielle, son comportement religieux et social, la psychologie de son intelligence.

Certes, il en est encore pour estimer que cette définition de la préhistoire ne saurait s'appliquer qu'aux périodes les plus récentes des temps préhistoriques, c'est-à-dire aux civilisations de notre ancêtre direct, *Homo sapiens fossilis,* et, à la rigueur, aux structures archéologiques laissées par l'Homme de Néandertal. Seules la découverte fortuite et la recherche conduite en géologue stratigraphe conviendraient aux époques plus reculées. C'est bien à ce stade qu'en est encore fréquemment la recherche dans les formations quaternaires, au hasard de l'exploitation des carrières et sablières, et plus ou moins par l'intermédiaire des ouvriers qui y travaillent. Cependant, le préhistorien estime que dans ce domaine aussi, les règles de la fouille archéologique doivent être appliquées. Il appuie son jugement sur les incontestables réussites que furent, en Afrique, les fouilles conduites dans le Quaternaire de Casablanca, dans les dépôts lacustres de l'Aïn Hanech et de Ternifine, en Algérie, à Oldoway et Olorgessaillie, dans la Vallée de l'Omo (Éthiopie) et au lac Rodolphe (Kenya). Même lorsque les plus anciennes industries lithiques sont en cause, si le transport n'en a pas bouleversé la disposition primitive, les structures humaines doivent être recherchées : ce peut être l'atelier de taille, le campement, l'affût. Les pierres taillées ne sont pas des fossiles; elles n'appartiennent au milieu biologique quaternaire que par l'intermédiaire de l'Homme.

On a dit de la fouille archéologique qu'elle est la lecture d'une liasse d'archives dont il faudrait, pour les déchiffrer, détruire les feuillets un à un. Les coupes stratigraphiques ne sont jamais que la tranche du livre. De même que le massicot sert à rogner, et non à lire, la fouille verticale des coupes, si elle permet de recueillir un à un tous les silex taillés dans l'ordre chronologique de leur dépôt, interdit de comprendre leur présence, leur disposition, leurs relations au moment de leur abandon. Elle est la négation même de l'archéologie. La fouille par décapages horizontaux, la recherche des sols d'occupation humaine, le repérage et le relevé des objets en place par notation de leurs coordonnées sont la règle de toute fouille préhistorique. L'examen des coupes permet le contrôle de la position stratigraphique, c'est-à-dire de la place dans la chronologie relative. Ainsi la fouille préhistorique, par sa minutie, par son souci de tout recueillir, par la pratique systématique du tamisage, par le rôle très secondaire qu'y jouent les découvertes accidentelles des ouvriers, l'essentiel étant fait par les préhistoriens eux-mêmes, s'est-elle révélée plus rigoureuse que la fouille archéologique. Il est aujourd'hui reconnu qu'elle a eu une influence bénéfique sur celle-ci.

Par de telles fouilles, le préhistorien s'efforce de saisir en premier lieu tous les indices devant lui permettre d'éclairer la vie matérielle des hommes : leur mode d'habitat, l'usage du feu, les ateliers de fabrication d'armes et d'outils, les activités de tous les jours, la chasse, la pêche et la guerre. Voici le fond de cahute, que l'on croyait si tardif, retrouvé avant le temps de l'Homme de Néandertal, les sols dallés aménagés par l'Homme du Paléolithique supérieur découverts déjà par l'Homme acheuléen, les foyers du Sinanthrope, les ateliers où l'on dénote parfois même une spécialisation des fabrications.

La vie spirituelle est révélée par les rites funéraires et par l'art. Ce n'est point la présence d'une industrie moustérienne qui a fait la preuve de l'hominisation du Néandertalien de la Chapelle-aux-Saints, car on pouvait toujours prétendre qu'il avait été gibier et que l'artisan était un chasseur qu'on découvrirait bien un jour; c'est la mise en évidence, grâce à la fouille conduite par les abbés Bardon et Bouyssonie, que cet Homme avait été inhumé avec soin et que l'on semblait avoir déposé près de lui une offrande funéraire d'aliments pour l'au-delà.

L'art mobilier est révélé par les fouilles. Si l'art pariétal est de découverte le plus souvent fortuite, il n'exclut pas cette méthode. On ne saurait trop blâmer la légèreté avec laquelle le souci d'aménagement touristique des grottes ornées a parfois conduit à détruire les sols archéolo-

giques sans les avoir explorés préalablement avec minutie. Cela est d'autant plus grave que l'art préhistorique, quand il ne peut être valablement raccordé à telle ou telle civilisation, est livré à tout l'incertain des classifications fondées sur les techniques, les styles, les sujets figurés, leur superposition en un point donné.

En l'état actuel de nos connaissances, il semble que l'art figuratif n'apparaît qu'avec notre ancêtre direct : *Homo sapiens fossilis*. Il constitue cependant le monument le plus précieux des temps préhistoriques. Sa valeur documentaire, sa signification magique ou religieuse, les sanctuaires, les « grottes-temples », comme on les a parfois appelées, en font l'ensemble évocateur d'un passé beaucoup plus reculé que les civilisations méditerranéennes importées, trop longtemps considérées comme les premières à s'être développées sur notre sol.

Le laboratoire

Les travaux de laboratoire complètent les fouilles du préhistorien. Ils précisent notre connaissance du milieu dans lequel vécurent les Hommes d'autrefois. A la paléobotanique, le préhistorien pose des questions précises et essentielles. Il souhaite connaître la nature du tapis végétal et sa signification climatique; il voudrait être en mesure d'apprécier l'introduction des plantes cultivées. Aux restes végétaux carbonisés qu'il a parfois la chance de recueillir, il demande encore et surtout les repères trop peu nombreux d'une chronologie absolue.

L'apport du préhistorien à la paléontologie animale est généralement réduit à des déchets de cuisine, et c'est en fonction de l'Homme qu'il les étudie. Certes, il lui importe que soient déterminées les espèces consommées. Il prend note de leur écologie; il recherche certains détails dans la croissance du gibier qui puissent lui permettre de situer les périodes de chasse; en particulier, pour ce qui est du renne, il relève les quartiers de venaison qui ont été rapportés au campement et s'interroge ainsi sur les procédés de chasse. Il observe les traces de dépeçage, le bris systématique des os longs, le prélèvement des tendons, qui conduit à désarticuler les extrémités des membres, l'utilisation de certains os pour la taille ou la retouche de l'industrie lithique, les procédés de fabrication de pointes de sagaies et d'aiguilles d'os, l'utilisation des bois de Cervidés. Il voulait enfin déceler l'apparition de la domestication et de l'élevage.

Aux restes humains, dont l'étude anthropologique relève uniquement du spécialiste, il demande, outre les indications spécifiques ou raciales que celui-ci lui fournit, des informations sur certaines coutumes, comme les mutilations dentaires ou le remploi d'ossements humains, sur les rites funéraires, la pathologie et la thérapeutique. Le paléontologiste étudie l'Homme dans l'évolution, le préhistorien dans le cadre où il a vécu.

La typologie

L'étude scientifique des produits de l'industrie humaine est le domaine propre du préhistorien. Les objets d'art mobilier et de parure, ceux décorés ou non en ivoire, en os ou en bois de Cervidé, *a fortiori* la pierre polie, la céramique et le métal ne sont manufacturés et utilisés qu'au cours du dernier centième des temps préhistoriques. Jusqu'à la fin de ceux-ci, l'étude de l'outillage lithique n'est pas négligeable; elle constitue l'essentiel pendant leur plus grande partie. Même si elles ne représentent que le squelette minéral de civilisations qui utilisèrent évidemment des matières périssables, végétales et animales, les pierres taillées doivent faire l'objet d'une étude d'autant plus exhaustive qu'elles sont toute notre documentation.

Le problème était de définir une méthode d'investigation et d'analyse qui permît de comprendre et de classer ces innombrables mais énigmatiques objets. L'inexistence d'une telle méthode, le fait qu'on en soit encore à des tentatives plus ou moins heureuses de classification démontrent que la nomenclature, la taxonomie, la systématique de la préhistoire ne sont pas stabilisées et que cette jeune science sort à peine d'un stade prélinnéen.

La silhouette des pierres taillées fut parfois considérée comme un moyen de classification : nous disons encore une « amande » acheuléenne, une « feuille de laurier » solutréenne, un trapèze. Neuf végétaux étaient utilisés, encore en 1949, pour classer les variétés de pointes foliacées solutréennes, et la nomenclature des bifaces se fait toujours par référence à des silhouettes de lance (bifaces lancéolés), de cœur (bifaces cordiformes), ou à des figures géométriques pour un grand nombre d'entre eux. Le caractère artificiel, extérieur à l'objet, d'une telle systématique n'est pas à démontrer.

D'autres, tombant dans l'excès contraire, voulurent tenter l'impossible, et, se fondant sur des comparaisons ethnologiques, s'efforcèrent de classer les pierres taillées selon leur usage. On parla de « coups de poing », de « pointes à main » ou emmanchées pour armer sagaies et flèches, de « racloirs » et de « raclettes », de « grattoirs », « burins », « perçoirs », « forets », « tarauds », « couteaux » et « coupoirs », « haches » et « hachereaux ». Cette terminologie pseudo-fonctionnelle ne devrait plus faire illusion. Elle présentait au moins l'avantage d'attirer l'attention sur des formes stables, aux caractéristiques bien définies. Sous l'influence magistrale de l'abbé Breuil, elle orienta les préhistoriens vers une classification morphologique. Les *Subdivisions du Paléolithique supérieur,* qu'il présenta en 1912 au Congrès de Genève et réédita en 1937, presque sans corrections, représentent parfaitement cette tendance, qui met même en évidence l'enchaînement des formes, révélé par leur évolution stratigraphique. On passe même d'une forme à l'autre, du grattoir caréné au burin busqué par exemple.

Néanmoins, dès avant la Première Guerre mondiale, certains préhistoriens poussaient plus loin l'analyse, pour expliquer la forme en fonction non plus d'un usage hypothétique, mais d'une technique de fabrication : la théorie des « gestes techniques » était implicitement née. Mais elle ne devait s'imposer que grâce aux expériences de laboratoire qui permirent de redécouvrir les gestes techniques, le tour de main de l'artisan préhistorique. En France, en Angleterre, en Afrique et, tout spécialement, à l'Institut de Paléontologie Humaine, ces expérimentations ont donné des résultats tels qu'elles ont permis de fonder dorénavant notre classification sur les techniques de débitage, de taille et de retouche. L'application systématique de techniques définies à un objet l'aménage en une « forme », qui a parfois son prototype et ses variétés. Ainsi est née la discipline fondamentale de la science préhistorique : la *typologie*. Elle en est la partie la plus difficile, la plus rigoureuse aussi. Désormais, une pierre taillée s'analyse comme un fossile et se déchiffre comme un texte épigraphique. La systématique repose sur des caractères internes, structuraux, et non plus externes. C'est là un domaine spécifique du préhistorien.

La méthode est d'application délicate. A une époque donnée ou à des époques différentes, les mêmes techniques sont ou peuvent être utilisées dans tout le monde habité. Telle technique est observée en Afrique du Nord et peut se retrouver en Scandinavie et au Japon. Il en est de même de bien des formes. Une fois inventées, les unes et les autres peuvent subsister pendant des centaines de millénaires et être redécouvertes ailleurs, beaucoup plus tard. C'est que les techniques et les formes paraissent liées à quelque chose de bien plus vaste que les migrations et les contacts des tribus primitives : au développement même de l'esprit humain.

C'est l'association constante de techniques et de formes qui nous permet de définir des civilisations préhistoriques. Les types minutieusement analysés ayant été inventoriés dans une « série type » et publiés dans des *Fiches typologiques,* il est aisé de comparer entre elles les séries recueillies dans divers gisements. Des procédés graphiques commodes permettent de superposer les diagrammes de chacun d'eux et d'apprécier ainsi les rapports et différences. Néanmoins, il ne s'agit pas encore d'une application réelle des méthodes statistiques à la préhistoire. L'appartenance à une même civilisation, l'identité des genres de vie, sont attestées par l'identité des techniques et des formes, la proportion analogue de chacune de celles-ci.

Il existe une distinction fondamentale, dont l'ignorance a conduit au chaos actuel. C'est celle des techniques et méthodes de *taille,* de *débitage* et de *retouche* (des formes, types et variétés obtenus par ces techniques et méthodes) des civilisations, ou cultures, caractérisées pour nous par une certaine association, en proportions définies, de formes et de types.



L. Balout

▶ *Abri sous roche du Relilai (région de Tébessa en Algérie); ce gisement capsien a permis de préciser l'évolution de cette civilisation.*

Les formes et types sont désignés par des noms qui le plus souvent font image : racloir, hachereau, trièdre. L'ensemble de ces noms forme la *nomenclature* des objets manufacturés par l'Homme préhistorique. Les techniques, méthodes, procédés, civilisations et cultures sont désignés par des termes tels que : percussion indirecte, méthode Levallois, « Pebble Culture », dont l'ensemble constitue la *terminologie* préhistorique.

Aucune confusion ne doit naître de l'emploi des noms et des termes sur le sens qui leur est propre, sur l'acception technologique, morphologique et typologique, culturelle de chacun d'eux.

Les techniques et méthodes sont indépendantes du temps et de l'espace (percussion simple — retouche écailleuse par exemple) : leur terminologie doit donc être fixée sur le plan mondial. Ainsi, on parlera d'« éclat Levallois » partout où cette méthode de débitage a été employée, que ce soit en Europe, en Asie ou en Afrique, à l'Acheuléen, au Moustérien ou plus tardivement encore. Le seul problème à résoudre est celui de la traduction des termes, de leur équivalence dans les différentes langues scientifiques une fois leur définition générale admise par tous. Certains cas sont difficiles : par exemple, la distinction entre éclat, lame, et lamelle.

Les formes et les types ont une extension plus limitée, dans le temps comme dans l'espace; elle est parfois très vaste (biface), parfois très localisée (hachereau du type de Tabelbalat-Tachenghit). L'unité internationale de la nomenclature doit néanmoins être recherchée en partant des listes types, désormais classiques, établies pour le Paléolithique de l'Europe par F. Bordes (1961), D. de Sonneville-Bordes et J. Perrot (1954-56). Ne seront donc créés que les noms indispensables pour désigner des formes et des types originaux : « pebble tools », hachereaux sur éclat, pièces pédonculées, etc. On dispose déjà pour l'Atérien et l'Epipaléolithique du Maghreb des listes typologiques dressées par J. Tixier (1963). L'établissement et la publication des fiches typologiques africaines ont pour objet cette unité internationale de la nomenclature.

Les cultures, ou civilisations (ce dernier terme est préférable en français) sont par définition temporaires et régionales et de ce fait délimitées dans le temps comme dans l'espace. Leur terminologie doit donc être empruntée de préférence à des toponymes régionaux ou locaux. Cette règle est très généralement admise à partir du Paléolithique supérieur. En Afrique du Nord, on dit Ibéromaurusien, Capsien, après avoir enfin renoncé à Aurignacien, Tardenoisien, etc. Cela est moins net au Paléolithique inférieur et moyen : on conserve Moustérien à côté d'Atérien et l'on exporte volontiers à travers le monde les termes français d'Abbevillien, Chelléen, Acheuléen, Micoquien, Levalloisien, etc.

On parle communément de techniques, méthodes ou procédés de taille, de débitage et de retouche. Ces mots demandent à être précisés.

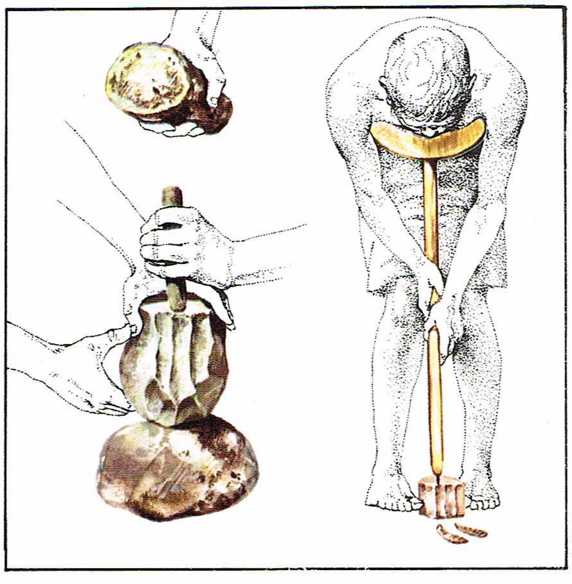
Technique doit être employé pour qualifier les moyens mis en œuvre pour la taille, le débitage ou la retouche. On connaît cinq *moyens techniques* fondamentaux :

— percussion lancée, au percuteur manuel dur ou tendre;
— percussion lancée de la matière première sur un percuteur dormant;
— percussion lancée du percuteur manuel sur la matière première posée sur un percuteur dormant;
— percussion indirecte au poussoir;
— pression.

Méthode, ou **procédé,** désignent la succession raisonnée des gestes techniques permettant la taille, le débitage, la retouche. On taille un galet, un rognon, une plaquette de silex pour les transformer en objets : un galet est taillé en « chopping tool », un rognon est taillé en biface. On débite un nucléus en éclats ou en lames. La langue française établit une nette distinction entre tailler et débiter un arbre. La retouche accommode la pierre taillée (par exemple, la retouche secondaire, ou retaille des bifaces), elle spécialise les produits du débitage (éclats, lames, lamelles) en formes (pointe, racloir, etc.).

Les expérimentations de taille poursuivies dans plusieurs pays ont démontré que les percuteurs manuels pouvaient être de pierre, mais aussi d'autres matières telles que le bois de Cervidé ou l'os, l'ivoire, le bois d'arbre. La retaille acheuléenne des bifaces semble être la première à utiliser ces percuteurs moins durs que la pierre à tailler; ce qui compte est moins la nature de la matière que la dureté relativement plus grande de celle-ci par rapport à celle de l'objet taillé ou débité. On dira plus justement « percuteur manuel dur » ou « tendre » selon que sa résistance est supérieure ou inférieure à celle du matériel taillé ou débité.

C'est en déformant la pensée de Commont que l'on a mis abusivement l'accent sur le facettage du plan de



I.G.D.A.

▶ *Deux procédés servant à la taille de la pierre : à gauche, taille avec un outil intermédiaire (percussion indirecte); il s'agit ici d'obtenir des lames, et le nucléus est posé sur une enclume; à droite, taille par pression pectorale (d'après Bordes).*

frappe, qui n'est pas une condition nécessaire, et peut faire défaut sur les talons des éclats, pointes et lames Levallois. La réciproque est vraie; à cet égard, on se souvient des discussions nées autour d'éclats à talon facetté de l'Acheuléen de la Somme, qui étaient en réalité des éclats de taille de bifaces.

L'opération essentielle est la préparation systématique, plus ou moins centripète, de la face supérieure du nucléus, qui constituera, à l'exception des bords, la face supérieure de l'éclat Levallois. En étudiant les hachereaux les plus primitifs, et les plus anciens, nous verrons naître ce que L. Balout appelle l'*idée Levallois*, c'est-à-dire la prédétermination sur le nucléus, qui est au début un galet, du tranchant futur du hachereau, idée qui aboutira, dès l'Acheuléen moyen, au hachereau sur éclat Levallois.

Procédés de retouche. On doit considérer : d'abord la retouche d'accommodation, ou de spécialisation; ensuite la retouche d'utilisation, ou d'usage. La retouche a pour objet d'accommoder un produit du débitage (éclat, lame, lamelle) et de le « spécialiser » dans une forme (par exemple, l'éclat, Levallois ou non, retouché en pointe moustérienne).

La retouche étant un procédé technique non limité à une région ou à une civilisation, les termes servant à désigner les différents types de retouche devraient entièrement faire l'objet d'une entente sur le plan international.

Pour le Paléolithique inférieur et moyen, F. Bordes a proposé des dénominations qui sont valables :

— *retouche en écaille,* ou *retouche écailleuse,* obtenue au percuteur dur ou tendre, et peut-être même par pression, c'est la retouche « moustérienne »;

— *retouche en écaille scalariforme,* variété de la précédente, obtenue au percuteur de bois ou d'os « en utilisant dans ce percuteur, non point la partie distale, mais une partie assez éloignée du bout »; par son profil en escalier, elle caractérise le Moustérien du type Quina (Charentien);

— *retouche parallèle,* considérée habituellement comme caractéristique du Solutréen, mais en fait très antérieure (Moustérien, Acheuléen); elle est obtenue au percuteur tendre, voire par pression ou par percussion indirecte;

— *retouche subparallèle,* variété moins régulière de la précédente, commune dans le Moustérien;

— *retouche plano-convexe* de Mc Burney (1950), variété de la taille bifaciale largement utilisée dans le Moustérien du type Quina.

J. Tixier a complété cette liste pour ce qui est de l'Épipaléolithique du Maghreb :

— *retouche écailleuse scalariforme abrupte, retouche en écaille scalariforme* mais caractérisée par le caractère abrupt, voire « ultra-abrupt » de la surface des retouches par rapport à la face d'éclatement;

— *retouche abrupte normale* pour l'obtention de « bords abattus » ou « dos »;

— *retouche abrupte, sur enclume,* dont les enlèvements partent des deux faces et forment un dos; c'est la retouche qualifiée de « bibord » par le Dr. Gobert dans la préhistoire tunisienne;

— *la retouche d'utilisation,* ou *d'usage,* permet de déceler la partie utile de l'objet; son examen est important dans l'étude des hachereaux, par exemple.

Nomenclature des formes et types

Le principe général est de ne créer des noms nouveaux que lorsqu'ils désignent des formes et des types propres. On s'alignera tout d'abord sur les listes établies pour le Paléolithique européen. Dans cette perspective, plusieurs points sont à considérer.

L'expression française *galets aménagés* correspond à *trimmed pebbles,* préférable à « pebble tool », ou « pebble implement », dont le sens est trop général : le marteau étant un outil, le percuteur constitué par un galet est aussi un « pebble tool ». Des noms divers ont été créés pour désigner les formes de galets aménagés. Deux ont eu une fortune particulière : *chopper* et *chopping tool.* Ils sont malheureusement intraduisibles en français d'une manière satisfaisante, et, ce qui est plus grave, leur emploi ne correspond plus à la définition donnée par leur auteur. Il paraît souhaitable de renoncer en bloc à toute cette nomenclature et de se fonder sur les méthodes de taille des galets aménagés. Les tentatives de synthèse établies par Biberson et Ramendo pour le Maroc et le Sahara constituent les meilleures bases de discussion. L'étude récente des galets aménagés de Ternifine (1965) en a fait une application valable. Chaque forme sera désignée par un numéro dans l'une des trois grandes séries (taille unidirectionnelle, bidirectionnelle, multidirectionnelle).

Bifaces. Ce terme, dû à Vayson de Pradenne, est préférable à tous autres. « Axe » est à rejeter comme maintenant une interprétation fonctionnelle erronée de ces objets, qui ne sont pas des « haches ». La meilleure nomenclature des bifaces est celle établie par Bordes (1961). Elle doit servir de point de départ. Récemment, Guichard (1965) l'a appliquée au Paléolithique inférieur de Nubie au prix de quelques adjonctions. Les formes seront le plus souvent désignées par leur silhouette, en partant du triangle pour aboutir au cercle (triangulaire, triangulaire allongé, subtriangulaire, cordiforme, cordiforme allongé, amygdaloïde, « ficron », lancéolé, Micoquien, ovalaire, « limande », discoïde).

Hachereau. Ce nom, dû à l'abbé Breuil (1924), est généralement admis, bien qu'il ne soit pas parfait. Le mot « biseau », anciennement employé et préféré par certains (Champault, 1956), a le défaut de ne pas s'appliquer uniquement au tranchant du hachereau; il est trop général. En français, « hachereau » est pris dans le sens de « petite cognée », c'est-à-dire de hache à fendre, sens que rendent plus précisément l'anglais « cleaver » et l'espagnol « hendidor ». Le hachereau acheuléen de l'Afrique est un outil de typologie variable dont le tranchant, toujours brut de taille, est la partie d'usage, ainsi que le prouvent les retouches d'utilisation.

Produits du débitage Levallois. La méthode dite *Levallois* de débitage est une. La nomenclature établie par Bordes doit être appliquée, qu'il s'agisse des nucléi (à éclats, à pointe, à lame), des variétés d'éclats (subcirculaires, ovalaires, subquadrangulaires, subtriangulaires), de pointes (du premier ordre, du deuxième ordre) de lames, des caractéristiques du débitage (nucléi à deux éclats, éclats réfléchis, éclats outrepassés) ou de la préparation de celui-ci (épannelage, préparation centripète de la face supérieure, plan de frappe préférentiel), etc.

Formes du Paléolithique moyen et du Paléolithique supérieur. La présence de certaines de ces formes dès l'Acheuléen est aujourd'hui très généralement admise. Leur nomenclature doit, sans exception, être empruntée aux listes typologiques établies pour l'Europe (Bordes, et D. de Sonneville-Bordes) et aux adjonctions apportées pour une partie de l'Afrique par Tixier en 1958-1963 (Atérien et Épipaléolithique). Les mots grattoir, racloir, burin, perçoir, couteau, raclette, etc., ne sauraient être employés dans une autre acception que celle de leur définition typologique.

Terminologie des civilisations (cultures)

Le terme *civilisation* est préférable en français, car *culture,* en dehors de son sens propre agricole, s'applique aux formes les plus élevées de civilisation, ce qui est hors de propos.

Il faut se rappeler que *Chelléen* avait été créé pour remplacer *Acheuléen* (Mortillet, 1883), d'où le « Pré-Chelléen » (Commont, 1911) puis, lorsque Breuil (1939) démontra le caractère remanié des gisements de Chelles, l' « Abbevillien ».

Défini par sa position stratigraphique à Abbeville (Porte-au-Bois) [1939], par sa paléontologie *(Elephas meridionalis, Rhinoceros etruscus),* par sa place dans la chronologie (premier stade interglaciaire), *Abbevillien* est donc un terme d'étage qui ne peut être exporté sur la base unique d'affinités typologiques.

Au contraire, *Acheuléen,* repris par Mortillet et étendu par Breuil à un ensemble de formations se succédant au cours d'une glaciation et deux interglaciaires, tire son unité de critères archéologiques (moyens techniques, méthodes de taille, formes et types) et de leur évolution. Il n'y a donc pas d'obstacle à l'emploi de ce terme ailleurs que là même où il a été défini. Il suffit de le régionaliser dès qu'on le subdivise pour éviter toute confusion avec les subdivisions établies dans la Somme.

Ainsi, la systématique des techniques nous révèle les formes, et l'assemblage de celles-ci nous conduit



I.G.D.A.

▲ ***Hachereau biface trouvé à Bihorel, près de Rouen, daté de l'Acheuléen moyen (d'après Bordes).***

aux civilisations. Notre guide est donc bien la main même de l'artisan préhistorique. Nous devons penser que cette main obéissait à une intelligence qui avait conçu l'objet qu'elle devait exécuter. S'il y avait bien, en deçà des formes, la technique, il y avait aussi, avant la technique, la conception de l'outil. La main qui nous guide nous conduit à l'esprit.

Nous devons admettre qu'en possession des mêmes techniques, des groupes humains de genres de vie différents pouvaient concevoir la manufacture de formes différentes. Par exemple, utilisant la technique de la retouche abrupte et celle de la fracture des lamelles, les Hommes ibéromaurusiens du type cro-magnoïde de Mechta el-Arbi fabriquaient systématiquement des lamelles à dos et piquant trièdre; les Méditerranéens capsiens ouvraient des trapèzes et des triangles, armatures foncièrement différentes; les Hommes moustériens auraient pu munir aisément d'un pédoncule d'emmanchement leurs pointes de sagaies, ce que seuls les Atériens du Maghreb découvrirent et réalisèrent.

Le singe Anthropoïde pourrait aménager un galet pour le rendre tranchant : il suffit de le briser obliquement, en biseau. Encore faut-il le concevoir. Nous touchons ici au but des recherches du préhistorien, qui est l'Homme.

Le « peintre » de Lascaux ne diffère de nous que par la masse de techniques et de savoir que nous avons acquise depuis l'arrivée d'*Homo sapiens* dans nos régions. Cela n'est discuté par personne. Il est généralement admis que le Néandertalien était un Homme qui enterrait ses morts, croyait à une vie d'outre-tombe, vouait un culte aux restes humains et répandait dans une grande partie de l'Ancien Monde la civilisation moustérienne.

Le problème commence en deçà. Il est double : celui de l'existence de l'Homme et celui de l'hominisation de ces formes aussi archaïques, si différentes de nous, que sont les Pithécanthropes et les Australopithèques. Le paléontologiste et le préhistorien recherchent la solution par des voies différentes, qui au début semblaient ne pas vouloir se croiser. C'est chose faite aujourd'hui.

Unité des industries préhistoriques

L'existence d'industries bien avant l'Homme de Néandertal et jusqu'à l'aube du Quaternaire est démontrée. Archiac n'enseignait-il pas, il y a un siècle, que l'authenticité de l'Homme de Moulin-Quignon importait peu, puisque les silex taillés suffisaient à faire la preuve de l'existence d'un Homme? Ce qui était vrai alors du Chelléen et de l'Acheuléen ne l'est pas moins aujourd'hui des galets aménagés du Villafranchien. « L'Homme est entré sans bruit », écrivit un jour le père Teilhard de Chardin. Permettez au préhistorien de vouloir entendre le bruit du choc aménageant le premier galet, et qui marque la limite extrême d'hominisation qui nous soit perceptible. Déjà, par une intuition remarquable, le Dr Garrigou et Henri Filhol, longtemps avant que celui-ci ne devînt professeur au Muséum, avaient écrit : « Avant de tailler un caillou siliceux en forme de hache, il faut que l'Homme ait su d'abord qu'un caillou tranchant était préférable à un simple caillou roulé, uni et égal sur toute sa surface... ». Tel est le geste que les Anthropoïdes les plus évolués n'ont pas conçu, et qui est, pour le préhistorien, la trace la plus ancienne d'*Homo faber,* faute de pouvoir jamais savoir ce que put être auparavant l'utilisation du bois périssable, si elle précéda celle de la pierre brute, puis taillée.

▼ *Grotte de Lascaux : la « scène du puits », d'interprétation très discutée.*



L. Balout

De son côté, le paléontologiste, ayant franchi le pas qui sépare l'homme dans sa forme fossile et actuelle des êtres les plus primitifs dans lesquels il découvre des traits humains, voudrait faire la preuve de leur hominisation, être sûr qu'ils ont su créer des armes et des outils.

Le préhistorien, qui possède la preuve de l'existence de ces industries, se pose le problème d'identifier leurs auteurs.

Devant la succession des formes : Australopithèque — Pithécanthrope — Néandertalien — *Homo sapiens,* le paléontologiste peut être tenté d'envisager des stades progressifs d'intelligence se traduisant par des techniques de plus en plus complexes : à chaque état cérébral correspondrait un ensemble de possibilités dont les techniques seraient le reflet. A l'Homme de Néandertal, correspondraient les industries sur éclat du Moustérien, aux Pithécanthropiens les bifaces acheuléens et abbevilliens, aux Australopithèques les galets aménagés de la *Pebble Culture*. En ajoutant *Homo sapiens,* on compterait ainsi quatre étapes physiques et psychiques. La liaison de chaque ensemble industriel avec un groupe d'Hominiens expliquerait commodément l'extension et la similitude des industries préhistoriques dans le monde. Partout où ils vivaient, les Australopithèques, les Pithécanthropes, les Néandertaliens et *Homo sapiens* auraient découvert les mêmes solutions aux problèmes de la vie parce que leur esprit n'en pouvait concevoir d'autres. C'était néandertalien que de débiter des éclats levalloiso-moustériens, pithécanthropien que de tailler des bifaces, australopithécien que d'aménager des galets.

Le préhistorien ne peut approuver cette utilisation de ses propres documents, car il a conscience de l'étonnante continuité des techniques et des formes dans l'industrie humaine. Il pense ainsi apporter une donnée nouvelle, riche de conséquences, au problème de l'Homme fossile.

Il y a continuité et filiation, découvertes et survivances. Les techniques et une partie des formes de l'industrie néandertalienne sont indiscutablement un héritage du passé : nul ne le niera pour ce qui est des bifaces justement dits de « tradition acheuléenne » et des éclats innombrables de technique « Levallois ». La taille des bifaces, cette obtention progressive de la régularité, de la finesse, de la symétrie surtout, par la découverte de techniques de taille plus perfectionnées, au percuteur manuel de pierre, puis de bois ou d'os, sont le fait de l'Homme acheuléen. Tirer un éclat d'un biface acheuléen, après préparation d'un plan de frappe, est sans doute ce qui a conduit à la fabrication systématique de ces éclats que nous appelons Levallois, dont la forme a été prédéterminée par la préparation du bloc de matière première. Le dernier geste de l'ouvrier détache l'objet achevé, qui était jusque-là virtuel, en puissance. Cela trahit un concept raisonné guidant les gestes nécessaires, dont aucun ne laisse prévoir le but final si l'on n'a pas d'abord celui-ci dans l'esprit. Mécanisme complexe d'association d'idées, sens de l'abstrait : nous sommes au temps des Pithécanthropes. Et le biface n'est que l'extension progressive de la taille des galets, elle-même partie d'une simple fracture pour aboutir à l'aménagement d'un tranchant de plus en plus étendu et complexe.

Aucune de ces découvertes ne sera ensuite définitivement abandonnée. On continuera la taille des galets, des bifaces, des éclats, souvent sous les formes les plus archaïsantes, quelquefois jusqu'à la fin des temps préhistoriques. A la continuité, à la filiation s'ajoute l'unité : il n'y a pas de *missing link* (chaînon manquant).



◀ *Vue partielle du chantier du gisement moustérien de La Cave (fouilles L. Balout).*

L. Balout

C'est aujourd'hui au préhistorien de défendre la réalité de l'« enchaînement » non du monde animal, comme le fit malgré mille obstacles Albert Gaudry en 1878, mais celui des industries préhistoriques, reflet de l'intelligence humaine, contre tout morcellement, fût-il ramené à l'hypothèse d'une simple discontinuité de l'histoire paléontologique de l'Homme, coupée de paliers stabilisés et de stades évolutifs.

Ce faisant, le préhistorien ne défend-il pas à son tour, et par un argument nouveau, l'hominisation des prédécesseurs de l'Homme de Néandertal ? Ce que la juxtaposition de bifaces et d'un Pithécanthropien ou de galets aménagés et d'un Australopithèque rend simplement soutenable, le préhistorien l'affermit en montrant que l'industrie de l'Homme moustérien, déjà si différent de nous, était largement héritée d'un prédécesseur plus primitif, qui en tenait lui-même une partie d'un plus archaïque encore.

Permettre par l'outil d'atteindre l'Homme, tel est l'objet exaltant de l'archéologie préhistorique.

Chronologie relative et absolue

Dater les documents qu'il découvre est la première ambition du préhistorien. Il n'a longtemps disposé que de méthodes de *chronologie relative,* essentiellement fondées sur la stratigraphie, c'est-à-dire la disposition dans le temps des couches contemporaines de l'occupation humaine. En utilisant la sédimentologie, la palynologie, l'analyse des faunes, il tente de se raccorder aux séquences stratigraphiques établies par les quaternaristes, de se situer dans le cadre des phénomènes glaciaires, des variations du niveau marin, des pulsations climatiques. Cela reste le fondement d'une chronologie des temps préhistoriques, qui se confondent avec le Quaternaire. Le Paléolithique du préhistorien correspond ainsi au Pléistocène du géologue, mais avec la même imprécision, surtout au début et à la fin. Les découvertes accumulées en Afrique ces dernières années enjambent la limite Plio-Pléistocène, toujours en discussion ; l'Holocène des géologues ne correspond pas à la coupure majeure du préhistorien entre le Paléolithique et ses prolongements d'une part, et le Néolithique, que caractérise un genre de vie nouveau de l'Humanité, d'autre part. Et si les phénomènes du Quaternaire : glaciations et interglaciaires, stades et interstades, eustatisme, pluviaux et interpluviaux, doivent être considérés plus ou moins à l'échelle planétaire, les faits humains, eux, comportent une variable dans le temps comme dans l'espace, qui s'inscrit dans un domaine régional, voire local.

Dans son traité classique de géologie stratigraphique, Gignoux écrivait fort justement : « Nous voulons, au Quaternaire, savoir si tel lambeau de sable, ayant fourni dans une gravière des ossements ou des silex taillés, est plus ancien ou plus récent que tel autre, visible dans une autre gravière... Les faciès sont à la fois trop uniformes dans l'ensemble et trop localement variables dans le détail pour pouvoir nous guider utilement. L'histoire détaillée des flores, des faunes et industries humaines a été troublée par des impressions multiples et répétées. »

Ce n'est point d'aujourd'hui que quaternaristes et préhistoriens ont essayé de déceler des repères de chronologie absolue. On a tenté d'apprécier la vitesse de dépôt des sédiments, d'interpréter les « varves » rythmant certains dépôts périglaciaires ; on a fait appel à la dendrochronologie, au magnétisme rémanent, à la thermoluminescence, à la vitesse d'hydratation des obsidiennes, etc. Toutes ces tentatives ont été dépassées par les méthodes très modernes de *datations absolues radiométriques*.

Parmi les nombreux procédés mis en œuvre, les préhistoriens en utilisent principalement trois : le *radiocarbone,* le déséquilibre *thorium-uranium,* le *potassium-argon*.

On doit à l'Américain Libby d'avoir, dès 1946, formulé l'hypothèse que le carbone de poids atomique 14, isotope du C^{12} qui constitue près de 99 % du carbone terrestre, était assimilé par les êtres vivants jusqu'à leur mort, et se désintégrait ensuite, à une vitesse qui pouvait être calculée, constante, constituant une « période ». Il devenait ainsi possible de dater la mort d'un organisme vivant et, par là-même, celle de la couche archéologique ou géologique le contenant. Cette méthode, qui a livré des milliers de dates, est tout à fait valable, si l'on prend quelques précautions, ce que les préhistoriens n'ont pas toujours fait.

D'une part, elle a ses limites d'application : au-delà de 30 000 ans avant le temps présent, elle devient de plus en plus hypothétique. Certains l'utilisent pour proposer des dates jusqu'à 70 000 ans, qui sont audacieuses. La multiplicité des dates concordantes à partir du Würm II/III, c'est-à-dire pour tout le Paléolithique supérieur et les périodes plus tardives de la préhistoire, en fait un instrument remarquable de chronologie absolue. Encore faut-il que le préhistorien n'oublie pas que l'utilisation d'une date telle que, par exemple, 33 500 $\pm$ 450 B.P. signifie seulement qu'il y a une probabilité de 2/3 pour que la date exacte se situe entre 33 950 et 33 050, ce qui exclut les rapprochements à quelques siècles près. Il y a, d'autre part, bien des dates « aberrantes », qui tiennent surtout à la contamination des échantillons soumis à l'analyse, sinon à la nature de ceux-ci : charbons, coquilles, collagène des os. Dans l'avenir, les dents offriront peut-être le matériau le plus imperméable aux contaminations dues à l'action du milieu ambiant, qui peut être lui-même radio-actif. Maniées avec prudence, les dates 14 C permettent néanmoins de commencer à écrire la préhistoire dans un cadre de chronologie absolue, comme l'histoire. C'est évident dès avant le Néolithique.

La méthode fondée sur le déséquilibre thorium-uranium (T^{230} — U^{234}), née en 1967, et utilisant exclusivement à ce jour des coquilles marines, permet des datations entre 300 000 et 20 000 B.P. Bien qu'elle pose aussi des problèmes, tels que la recristallisation des coquilles, elle a donné des résultats remarquables, sur le plan planétaire, pour la datation de l'interglaciaire Riss-Würm, charnière entre les industries acheuléenne et moustérienne (*circa* 150 000 B.P.). Sur le plan local, elle a permis de dater le « Tyrrhénien » du Maghreb et certaines formations coralliennes de l'Erythrée.

La méthode du potassium-argon (K^{40}/A^{40}), mise au point par Curtis et Miller, a été expérimentée tout d'abord sur les dépôts volcaniques de l'Afrique orientale. Nous lui devons la datation des niveaux d'Olduvai, de l'Omo, du lac Rodolphe et de l'Afar, c'est-à-dire du Pléistocène et du Paléolithique le plus ancien. Appliquée aux bancs de cinérite (Marker Beds), elle a vieilli l'Humanité de trois millions d'années et l'a replacée dans l'évolution du monde vivant. C'est là une des acquisitions remarquables de ces dernières années, qui met fin au problème jusque-là insoluble de l'enchaînement des Hominidés, de l'Australopithèque au Pithécanthrope. Les temps préhistoriques ont ainsi acquis leur vraie dimension chronologique : trois et peut-être cinq millions d'années.

Les grandes périodes

Dans cette optique, les vieilles divisions : *Paléolithique inférieur, moyen* et *supérieur* n'ont plus qu'une valeur commode d'étiquette. L'Acheuléen est le composant essentiel du *Paléolithique inférieur,* mais il y a des industries pré-acheuléennes : non seulement l'Abbevillien d'Europe, mais toute la « Pebble Culture » de l'Ancien Monde, l'industrie « ostéodontokératique » d'Afrique et les industries sur éclats, qui apparaissent peut-être avant celle des galets aménagés et s'affirment, au cours de l'Acheuléen, par la découverte de la méthode « Levallois » de débitage. Le *Paléolithique moyen* est un buissonnement d'industries qui vont du Moustérien de tradition acheuléenne à l'Atérien nord-africain, et au-delà. Le *Paléolithique supérieur* ne peut plus être confiné à la séquence européenne de l'« Age du Renne » : Châtelperronien — Aurignacien — Périgordien — Solutréen — Magdalénien. La régionalisation des cultures est plus marquée au *Mésolithique,* encore et plus justement appelé *Epipaléolithique*. Le *Néolithique* marque une coupure majeure, le passage du genre de vie de chasseur-prédateur à celui de pasteur de troupeaux et d'agriculteur. Là est la naissance de l'Humanité moderne. En bref, les périodes traditionnelles depuis les balbutiements de la science préhistorique sont devenues à peu près vides de sens. La fresque de l'aventure humaine s'insère dans d'autres cadres, ceux de l'évolution du monde vivant depuis plusieurs millions d'années.

Les plus anciennes industries « humaines »

Plus personne ne prend au sérieux les éolithes, ou « pierres de l'aurore » (des temps préhistoriques), qui n'étaient que des jeux de la nature lorsqu'on les exhumait de formations géologiques antéquaternaires. Leur abandon entraîna celui de l'« Homme tertiaire », qui devait être plus tard repensé sur de nouvelles bases. Le problème posé est en effet celui de la valeur de la preuve. Quels sont les critères permettant au préhistorien de reconnaître l'action de l'Homme sur une pierre, un os ou un bois ? La preuve est d'autant plus insaisissable que l'intervention humaine a été plus sommaire. A la limite, celle-ci peut n'avoir consisté qu'à apporter cette pierre ou cet os là où nous les trouvons et où aucune cause naturelle ne paraît expliquer leur présence. C'est le cas extrême des « artefacts » recueillis par L. Leakey, dans le gisement du Kenyapithèque, daté du Miocène ! C'est, avec un doute plus nuancé, le cas des quartz débités, recueillis dans les fouilles de l'Omo (Éthiopie). Le préhistorien ne nie pas : il n'est pas en mesure de prouver, dans un sens ni dans l'autre.

Les plus anciennes industries attribuables à une main humaine sont d'une part l'« Osteodontokeratic Culture », d'autre part la « Pebble Culture », l'une et l'autre attribuées aux Australopithèques *sensu lato*.

Une industrie sur os, dents, bois et cornes (ostéodontokératique) a été reconnue par Dart dans certains gisements à Australopithèques. En particulier, des humérus de grands Ongulés auraient servi de massues. L'hypothèse de Dart alimenta de longues controverses avant d'être reconnue valable. La découverte d'une industrie lithique (1955) l'avait rendue plausible ; mais le problème fut réglé par l'existence dans les niveaux les plus anciens d'Olduvai (Tanzanie) d'industries lithiques et osseuses déjà très différenciées et hors de discussion.

La « Pebble Culture », c'est-à-dire une industrie de galets aménagés par la taille, n'est peut-être pas la plus ancienne. La main a pu utiliser des pierres brutes et des éclats quelconques ainsi que ceux du débitage des galets. Le fait a été constaté dans les fouilles effectuées sur la rive orientale du lac Rodolphe, et expérimentalement par L. Leakey. L'analyse de la taille des galets a conduit à plusieurs tentatives de classification des formes. Il a fallu éliminer, faute de preuve, les galets simplement brisés (« split pebbles ») pour ne conserver que ceux qui sont indiscutablement taillés (« trimmed pebbles »). Il est apparu que la taille pouvait être *uniface* (une seule direction de percussion), *biface* (bidirectionnelle) ou même *polyédrique* (multidirectionnelle). La répétition des mêmes gestes techniques a déterminé des formes bien définies, que l'on a pu mettre en fiches, et qui sont connues de plusieurs régions de l'Ancien Continent, surtout l'Afrique, considérée volontiers comme ayant été le « berceau de l'Humanité ».

On a ainsi constaté que la première découverte technique avait été celle de la *préparation d'un plan de frappe,* grâce à l'enlèvement d'une « entame ». Là est la condition *sine qua non* de toute industrie de la pierre taillée, depuis les Australopithèques jusqu'aux ouvriers carriers de nos jours. Ce deuxième geste technique, qui consiste à utiliser comme plan de frappe l'empreinte de l'entame, n'est-il pas un des critères de l'Hominisation ?

L. Balout et ses collaborateurs ont, dans le second cahier des *Fiches typologiques africaines,* examiné le très lent processus des progrès techniques de ces formes, lesquelles dépassent la vingtaine. Trois sur cinq des moyens techniques qui seront utilisés par l'Homme préhistorique le sont déjà : taille au *percuteur manuel,* sur *percuteur dormant,* au *percuteur manuel sur percuteur dormant*. La taille bidirectionnelle met l'artisan en mesure de réaliser les bifaces de l'Abbevillien et de l'Acheuléen ancien. La transition entre ces formes est insensible. Le *trièdre* du Paléolithique inférieur naît également dans la « Pebble Culture ». L'exemple du *hachereau* est particulièrement significatif, dès la fin de l'Acheuléen ancien, en Afrique : la prédétermination du tranchant, dès le « proto-hachereau » sur galet, trahit l'idée qui conduira à la méthode Levallois de débitage et que, pour cette raison, L. Balout a appelée « idée Levallois ».

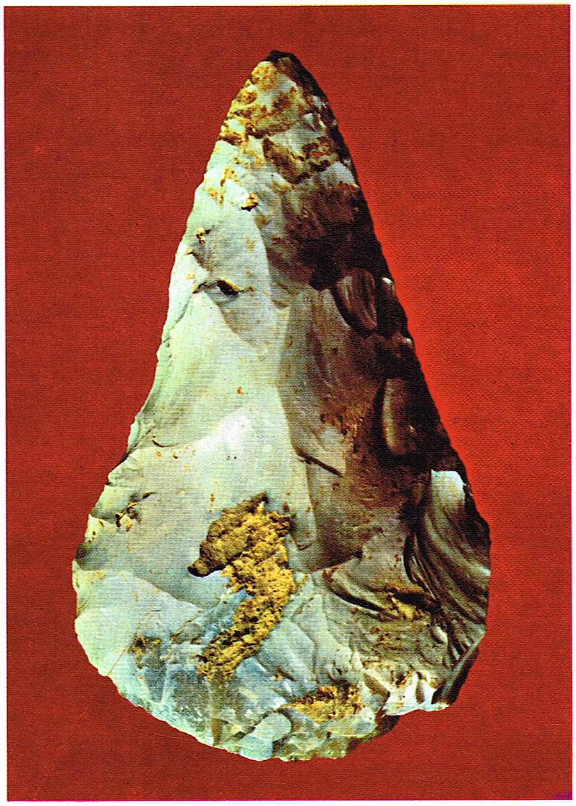
L'épannelage périphérique des galets en fera des *nucléus* dès que l'idée de débitage, c'est-à-dire l'utilisation d'éclats, se substituera au concept de *taille,* aménagement du bloc de matière première lui-même.

En bref, toutes les formes essentielles du Paléolithique inférieur sont en puissance dans la « Pebble Culture » : bifaces et trièdres, hachereaux, nucléus. L'immense durée de cette période de gestation hantait le préhistorien : il a fallu près de deux millions d'années pour être en mesure de léguer aux Archanthropiens, Paléanthropiens et Néanthropiens les techniques fondamentales des industries lithiques.

Cette chronologie longue est pleinement satisfaisante. Elle permet en particulier de mieux comprendre l'expansion en Europe, en Asie et en Afrique de ces industries tout à la fois primitives et élaborées, dont seule l'hypothèse des convergences permettait jusqu'ici de rendre compte.

Le Paléolithique inférieur

L'abbé Breuil a fait abandonner pour l'Europe le terme de « Chelléen », qu'on a également renoncé à appliquer à l'Afrique. Pour qualifier les plus anciennes et plus frustes industries à bifaces, on parle d'Abbevillien ; mais faute de gisements en place en dehors de ceux d'Abbeville, le terme a pris surtout une valeur typologique, l'Acheuléen apparaissant en principe avec l'usage du percuteur tendre. L'Abbevillien de la Somme daterait d'un interstade mindélien. Il a dû s'étendre à diverses régions européennes ; mais on n'en trouve trace qu'à l'état dérivé (France, Angleterre) du fait de l'action des



Musée d'Histoire naturelle de Vérone - C. Bevilacqua

glaciations ultérieures. Tel qu'il est typologiquement défini, le « biface abbevillien » peut être d'époque plus récente, d'âge acheuléen.

L'Acheuléen paraît commencer au cours de l'interglaciaire Mindel-Riss et évolue tout au long de la glaciation rissienne. Il est très abondamment répandu en Europe, mais il serait faux de n'y voir qu'une industrie de bifaces de plus en plus parfaits grâce à la taille au percuteur tendre. D'abord, on ne fait pas de bifaces sans tirer de nombreux éclats de la matière première. Pourquoi ces éclats n'auraient-ils pas été utilisés, voire aménagés par la retouche ? Il y a ainsi dans l'Acheuléen des racloirs, des couteaux à dos, des coches et denticulés, voire des grattoirs. Surtout, l'Homme acheuléen, au temps des Pithécanthropes, découvre la technique « Levallois » de débitage des éclats et même celle de l'éclat à double face d'éclatement, l'une et l'autre méthode produisant des tranchants parfaits quoique bruts de taille, alors que ceux des bifaces n'étaient obtenus, jusqu'à l'interglaciaire Mindel-Riss et même au début de la dernière glaciation (Würm), que par régularisation, grâce à une « retaille » de plus en plus poussée. Des sites d'habitat acheuléen présentant une structure archéologique sont connus, depuis l'« atelier » Commont à Saint-Acheul (d'où « Acheuléen ») jusqu'à la « cabane » de la grotte du Lazaret (Nice).

En bref, l'Homme acheuléen utilise toutes les méthodes de taille et de débitage qui seront celles d'*Homo neandertalensis*. La seconde grande découverte technique, qui lui est due, est celle de la taille et de la retouche au percuteur tendre (os, bois) qui permet les bifaces plats, admirablement symétriques, aux bords rectilignes et tranchants. La face de l'un de ces outils est telle qu'il suffit d'aménager la base en plan de frappe pour tirer un « éclat Levallois ». C'est peut-être ainsi que l'idée en vint, au début de l'Acheuléen moyen, en Afrique. La méthode de débitage dite « Levallois » est remarquablement élaborée. Elle postule une série de gestes techniques préparatoires, uniquement reliés par la notion abstraite de la forme finale que conçoit l'artisan. La forme même de cet éclat Levallois est prédéterminée par le choix du nucléus, sa préparation et l'orientation de la percussion ultime qui détache l'éclat achevé. Le problème de la régularisation des tranchants est ainsi résolu par l'élimination de toutes les zones proximales des enlèvements préparatoires. Cette découverte acheuléenne sera couramment utilisée par l'Homme de Néandertal : on passe à volonté du nucléus Levallois à débitage préférentiel au nucléus discoïde moustérien.

Il est exact d'écrire que les industries préhistoriques sont « additives » ; encore faut-il préciser que ces additions ont été découvertes et mises au point par les prédécesseurs de ceux qui en ont généralisé l'emploi.

Si l'Acheuléen est rare en Europe centrale et orientale, sans doute en raison de l'ampleur géographique des phénomènes glaciaires, il est présent en Italie et jusqu'en Sicile, le gisement le plus important étant sans doute celui de Venosa, dans l'Italie méridionale. Par la méthode radiométrique du potassium-argon une date a été obtenue pour le gisement romain de Torre in Pietra : 430 000 B.P.

L'Acheuléen espagnol est riche et trahit des affinités africaines qu'H. Alimen a tout récemment soulignées. Si le détroit de Gibraltar était infranchissable au Prénéolithique, il n'en était pas nécessairement de même au Pléistocène moyen. On ne comprendrait pas autrement la progression des hachereaux sur éclats du Sud au Nord, de l'Acheuléen ancien de l'Afrique au Moustérien de l'Europe. Les gisements de Tolède et de Madrid sont encore mal connus. Ceux d'Ambrona-Torralba ont, en plus, livré une industrie osseuse qui paraît s'inscrire dans la lignée de l'industrie « ostéodontokératique » d'Afrique méridionale et orientale.

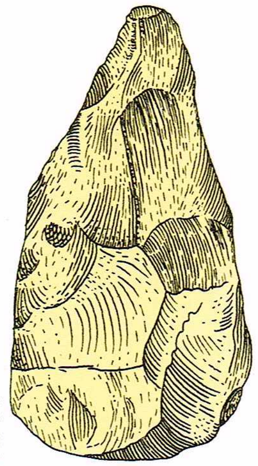
L'Acheuléen en Afrique

Il y est d'une richesse exceptionnelle : on le trouve au Maroc, en Algérie, en Tunisie, en Égypte, au Sahara, en Afrique orientale et méridionale. Le gisement de référence, par sa merveilleuse stratigraphie, est celui d'Olduvai ; mais on ne saurait minimiser le Maroc atlantique, Ternifine (Algérie occidentale) qui a livré une faune considérable et les restes de l'Atlanthrope, Sidi-Zin (Tunisie), El Beyed et Tihodaïne (Sahara). L'évocation la plus saisissante est sans doute celle d'Olorgessaillie (Kenya) ou encore celle d'Isimila (Tanzanie). Les hachereaux sur éclats peuvent jouer un rôle essentiel (Tabelbalat-Tachenghit) ou très variable (Melka Kontouré, Éthiopie). Des datations au potassium-argon ou au thorium-uranium, enfin au radiocarbone, enferment dans un million d'années cette période essentielle. La méthode Levallois n'est pas partout présente, et le passage aux industries plus récentes est complexe. Le « Sangoen » d'Afrique centrale paraît bien être un épigone de l'Acheuléen. Il en va différemment ailleurs, comme nous le verrons.

Les plus importants gisements acheuléens qui se soient conservés en Afrique représentent des habitats au bord de la mer (Maroc, baie de Djibouti-Obock) et surtout sur les rives de lacs dont les crues ensevelissaient les dépôts humains. Leur dégagement par les méthodes modernes de fouilles en décapage permet d'exhumer dans un état évocateur les sols d'occupation humaine jonchés d'ossements et de pierres taillées. Cette vision, que l'on pouvait croire réservée aux époques récentes de la préhistoire, nous l'avons en Afrique dès le temps des Australopithèques, il y a deux millions d'années.

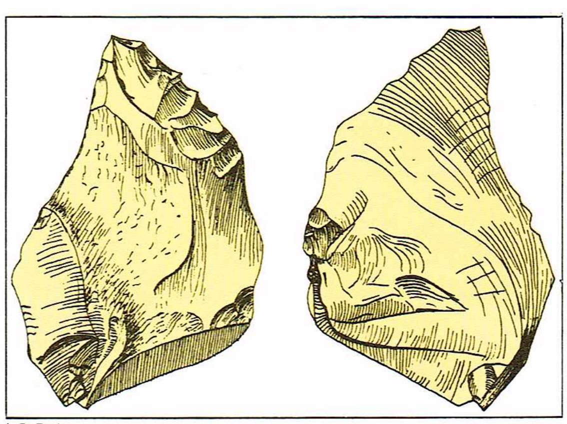
L'Acheuléen en Asie

L'Acheuléen est abondant au Proche- et Moyen-Orient avec ou sans hachereaux sur éclats. Il s'agit le plus souvent d'une industrie évoluée. Certains gisements sont des grottes dans lesquelles l'habitat humain s'est poursuivi au Paléolithique moyen et supérieur : par exemple, Et-Taboun, au mont Carmel. Des traces s'observent en



I.G.D.A.

◄▲ Ci-dessus, biface abbevillien (très réduit) du gisement de Quinzano près de Vérone (d'après Graziosi et Biasotti). A gauche, biface micoquien.



I.G.D.A.

◄ Industrie du Clactonien de Barnfield Pit, en Angleterre (d'après Breuil, très réduit).

▶ *Page ci-contre, en haut à gauche, industrie du Paléolithique moyen de l'Afrique : un pic « sangoen » de Sango (d'après Bordes). A droite, « Blattspitzen » de la grotte de Mauer, en Allemagne (d'après Bordes).*

Anatolie, et de vrais gisements ont été découverts au Caucase; la Péninsule arabe, l'Iran et l'Afghanistan en sont encore au stade de l'exploration.

On retrouve dans le nord de la Péninsule indienne des séries importantes qui paraissent couvrir l'Acheuléen tout entier, en particulier dans la vallée de la Soan (Penjab) et, plus à l'est, dans les vallées de Beas et de Bangada. On retrouve en abondance les hachereaux sur éclats de type africain. Ce sont des gisements de terrasses alluviales, comme il en est des régions plus méridionales, de Bombay et de Madras.

Le Paléolithique inférieur asiatique pose le problème des industries sur éclats, ne comprenant donc pas de bifaces, sur d'autres bases que celles utilisées par l'abbé Breuil pour admettre un « Clactonien », un « Levalloisien » et un « Tayacien ». Alors qu'en Europe, en Afrique et dans une partie de l'Asie, la séquence : galets aménagés — bifaces abbevilliens et acheuléens (accompagnés ou non de hachereaux sur éclats souvent de débitage Levallois) est la règle générale, de la Sibérie à l'Insulinde en passant par la Chine, il paraît bien en être autrement. Or, nous avons là des gisements à Hominidés : Pithécanthropes — Sinanthropes, et les industries les accompagnant ne sont pas celles d'Australopithèques ou de Pithécanthropiens africains. Une sorte de ligne de démarcation passerait par l'Inde. C'est la *Movius Line,* du nom du préhistorien américain, spécialiste de l'Asie du Sud-Est, qui l'a proposée. Elle n'a peut-être pas de valeur absolue, mais il n'en reste pas moins que les industries attribuées aux Sinanthropes passent du galet aménagé à des éclats où les racloirs sont remarquables. Il en est de même à Java, bien que les « bifaces » du Patjitanien posent un problème. De là l'hypothèse défendue par Kœnigsvald, d'une évolution divergente vers l'Est asiatique et vers l'Ouest africain et européen, partie de l'Inde et de la « Pebble Culture », où le « Ramapithèque » serait l'ancêtre (et non pas le « Kenyapithèque » africain, comme le voulait Leakey). Quoi qu'il en soit, les bifaces sont rarissimes en Chine, et l'Anyathien de Birmanie est fait d'outils souvent en bois silicifié, qui vont d'un faciès oldowayen à des éclats. Comme l'écrit très justement F. Bordes : « Il semble donc bien établi qu'il existe, en Asie du Sud-Est, un grand complexe industriel évoluant différemment du complexe à bifaces. »

Un problème analogue s'est récemment posé en Europe centrale, où le site hongrois de Vertesszöllös, d'âge mindélien, n'a pas de bifaces, mais des galets aménagés de petite taille et des éclats. On peut penser que le « Clactonien » et le « Tayacien » chers à l'abbé Breuil se rattachent à cette lignée encore très imprécise. Le Clactonien du gisement éponyme (Essex) est comparable à la « Pebble Culture », sauf qu'il est tiré de rognons de silex et non de galets. Quant au « Tayacien », il contient des bifaces à la Micoque (Tayac). Ce terme doit être abandonné.

Le complexe moustérien

Il groupe, sous des faciès très divers, les industries de l'Homme de Néandertal pendant environ 100 000 ans, si l'on se fonde sur les datations thorium-uranium pour l'interglaciaire Riss-Würm et le radiocarbone pour les stades würmiens. Le fait essentiel est la continuité des industries : tout le Moustérien est en puissance dans les techniques mises au point par les Hommes acheuléens, en particulier la méthode Levallois de débitage. Le Moustérien est répandu dans toute l'Europe habitable, il pénètre même en montagne, sous forme de haltes de chasse (à l'ours ?). En Afrique, il se transforme en *Atérien* à outillage pédonculé dans le quart nord-ouest, en faciès locaux mal datés et mal classés au sud du Sahara. Il reste plus pur au Proche- et Moyen-Orient et s'étend en U.R.S.S. et en Chine.

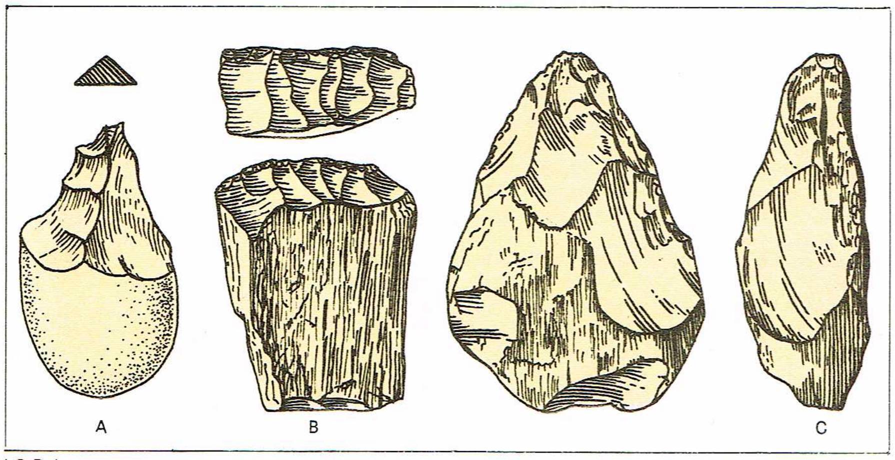
● *En Europe.* La classification française, établie par F. Bordes, est très généralement suivie. On distingue ainsi en France plusieurs types : le Moustérien « typique » (Würm I-II), auquel se rattache l'*Homo neandertalensis* du Moustier (Dordogne); le « Charentien » ou type Quina-Ferrassie, caractérisé par ses racloirs et l'absence presque totale de débitage Levallois; le « type Ferrassie », qui est au contraire à débitage Levallois; le Moustérien « à denticulés », original et mystérieux, car il manque des éléments classiques du Moustérien, où ils ne tiennent qu'une place restreinte; le Moustérien de « tradition acheuléenne », qui évolue en deux stades, le premier apparaissant au début du Moustérien, avec ses nombreux bifaces et ses couteaux à dos, le second pouvant couronner la série moustérienne (en Charente par exemple, avec ses très petits bifaces cordiformes).

C'est par référence à ces types que l'on interprète les découvertes infiniment moins denses faites en Angleterre. La Belgique meusienne est en revanche assez riche (Spy). L'Allemagne révèle un faciès moustérien à pièces foliacées (Blattspitzen). Citons le gisement de Kulna, le plus important de Tchécoslovaquie, celui de Tata en Hongrie, celui de Krapina en Yougoslavie. La traînée continue en Pologne, en Roumanie, en Ukraine et en Crimée; à Molodova (Ukraine) une cabane charpentée en os de mammouths est à coup sûr d'âge moustérien.

Les péninsules méditerranéennes ont été occupées par les Hommes moustériens : la Grèce (Thessalonique, Épire, Péloponnèse), l'Italie abondent en faciès divers où le débitage Levallois tient une place importante. Le « Pontinien » tire son originalité de son débitage sur petits galets. En Espagne, les gisements du Castillo, de Cariguela del Piñar et de l'Abri Romani sont bien connus. C'est par la Péninsule ibérique que les hachereaux sur éclats de l'Acheuléen africain ont gagné, tardivement, le sud-ouest de la France.

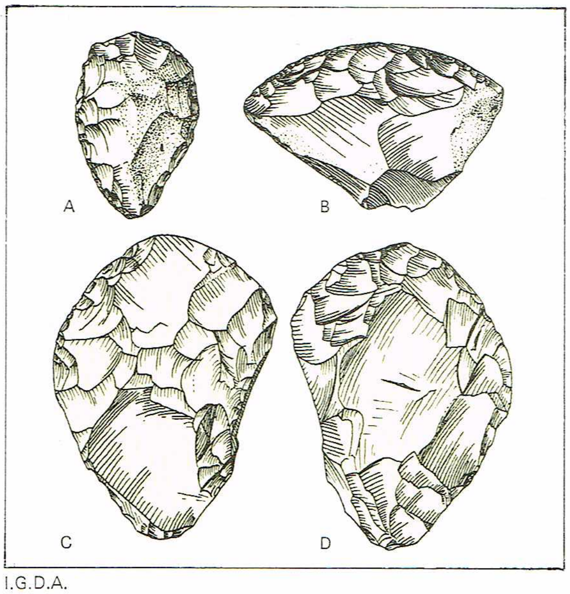
● *En Afrique.* Le Moustérien n'est représenté que par un très petit nombre de gisements au Maroc (1), en Algérie (1), en Tunisie (5) ; encore la pointe pédonculée atérienne apparaît-elle dans deux d'entre eux. En revanche, on n'y observe pas de « tradition acheuléenne », sauf si l'on qualifie ainsi l'usage généralisé de la méthode Levallois de débitage. La grotte démantelée du Djebel Irhoud (Maroc) a donné, avec un très riche Moustérien typique, des restes importants d'Homme de Néandertal. A El-Guettar (Tunisie) a été exhumé le plus vieux monument religieux du monde, le cairn de galets et de silex taillés,

▼ **Soanien ancien** *de l'Inde septentrionale; A, chopper de l'Anyathien de Birmanie; B, chopper de bois silicifié; C, chopper pointu de tuf silicifié (d'après Bordes).*



I.G.D.A.

▶ *Industrie du* **Moustérien, type Quina :** *A, grattoir épais; B, racloir transversal, type Quina; C et D, racloir à retouche biface, type Quina (d'après Bordes).*



I.G.D.A.

aujourd'hui conservé au musée du Bardo (Tunis). Aucun gisement moustérien n'est jusqu'ici connu au Sahara, si l'on excepte la frange littorale de Cyrénaïque (Haua Fteah) et l'Oasis de Khargeh.

La position de R. Vaufrey, selon laquelle l'Atérien était un épigone du Moustérien contemporain du Paléolithique supérieur de l'Europe occidentale, ne paraît plus soutenable. La rareté du Moustérien en Afrique septentrionale, son absence au Sahara s'expliquent par le fait que la transformation en Atérien est précoce. L'Atérien est présent partout, et sa position chronologique se précise : postérieur à la plage néotyrrhénienne (interstadiaire Würm I-II), il se prolonge, comme le Moustérien français, jusqu'au début du Würm II-III. Il peut être contemporain des débuts du Paléolithique supérieur français, mais certains pensent qu'il s'attarde au Sahara jusqu'au Prénéolithique. J. Tixier a lumineusement démontré que l'Atérien est un Moustérien de débitage Levallois dont tous les constituants ou presque ont pu être munis d'un pédoncule d'emmanchement. L'Atérien est donc un faciès évolutif africain du Moustérien. Plus récent à ses débuts, il a une fin plus tardive.

Au sud du Sahara, le paysage est plus complexe et ses composants sont parfois imprécis. C'est le « Middle Stone Age », terme qui ne correspond pas à celui de Paléolithique moyen. Le Sangoen paraît être une forme évolutive terminale de l'Acheuléen, dans les zones forestières, le Fauresmithien. Le premier a été daté de 40 000 ans en Rhodésie, le second évoque un Moustérien de tradition acheuléenne B, en Afrique du Sud et de l'Est.

● *En Asie*. Notre découpage géographique en continents ne fournit qu'un cadre factice aux faits préhistoriques. Au Proche- et Moyen-Orient, le Moustérien est très comparable à celui de l'Europe. De plus, les gisements y offrent parfois des stratigraphies d'épaisseur totale exceptionnelle ailleurs : c'est le cas de Yabroud (Syrie), Ksar Akil (Liban), Et-Tabun et Es-Skhül (Israël), qui ne sont point les seuls. Un autre groupe est à citer en Irak, dont le plus beau fleuron est Shanidar. Des Néandertaliens classiques proviennent de ces gisements, et aussi les « Hommes de Palestine », plus proches de l'Homme moderne.

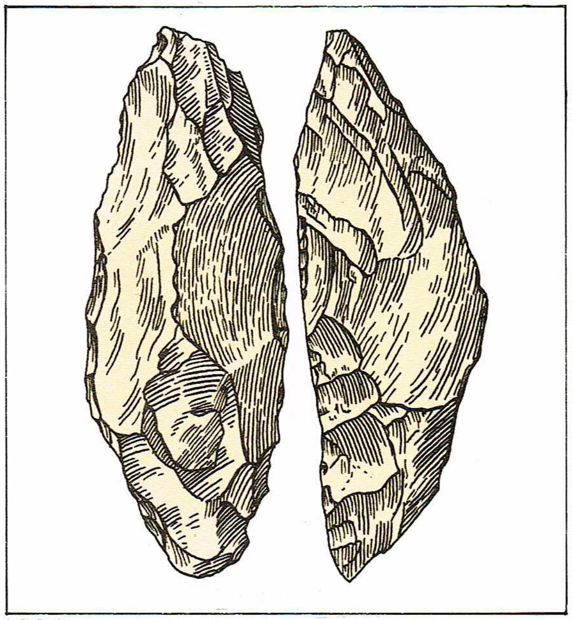
Le Moustérien atteint le Caucase, la mer Caspienne, l'Ouzbékistan, où reposait un enfant néandertalien dans un cercle de cornes de chèvres sauvages. Après les régions méridionales de l'U.R.S.S., on l'observe en Chine où les foyers de l'Ordos ont donné un Moustérien de débitage Levallois.

Avec la fin du Moustérien, quels qu'en soient les faciès, se termine la lente ascension, longue de plusieurs centaines de millénaires, des Humanités qui ont précédé la nôtre. Nous allons évoluer maintenant dans un cadre chronologique qui ne paraît pas dépasser 40 000 ans, celui de notre ancêtre direct : *Homo sapiens*. L'héritage qu'il va recueillir est immense. Toutes les techniques d'utilisation de la pierre sont acquises, sauf le polissage. Les formes qu'il va multiplier ont été découvertes avant lui. L'usage du feu est connu, en Europe, avant l'Afrique, depuis le temps des Pithécanthropes, et aussi, très vraisemblablement, le langage articulé, fût-il rudimentaire. Les structures d'habitat des vivants, l'inhumation rituelle des morts ne seront pas choses nouvelles. L'Ancien Continent a été exploré, parcouru, habité par une Humanité clairsemée qui n'a pu survivre que parce qu'elle était en symbiose avec tout le reste de la nature vivante, dont les petits groupes humains ne pouvaient altérer tant soit peu l'équilibre.

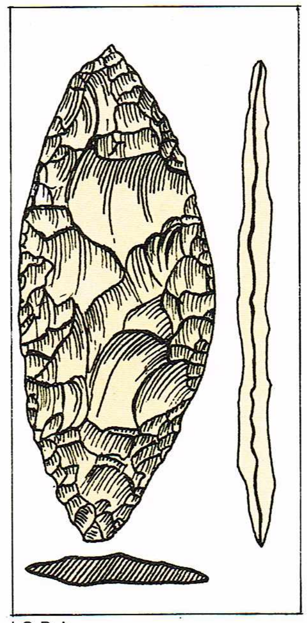
Paléolithique supérieur et Épipaléolithique

Le passage du complexe moustérien au Paléolithique supérieur correspond au remplacement de l'Homme de Néandertal par *Homo sapiens*. Dans l'un et l'autre cas, les synthèses les plus récentes supposent la transition plutôt que la coupure.

● *La France*. C'est le Moustérien de tradition acheuléenne, dont l'auteur est encore pratiquement inconnu, qui établit un lien hors de discussion entre le Moustérien et le *Périgordien ancien* (type Châtelperron), au cours du long interstade Würm II-III, il y a près de 40 000 ans. L'évolution autonome du Périgordien, longtemps discutée, semble établie par le gisement des Cottés, conduisant au Périgordien moyen (type La Gravette), puis à un



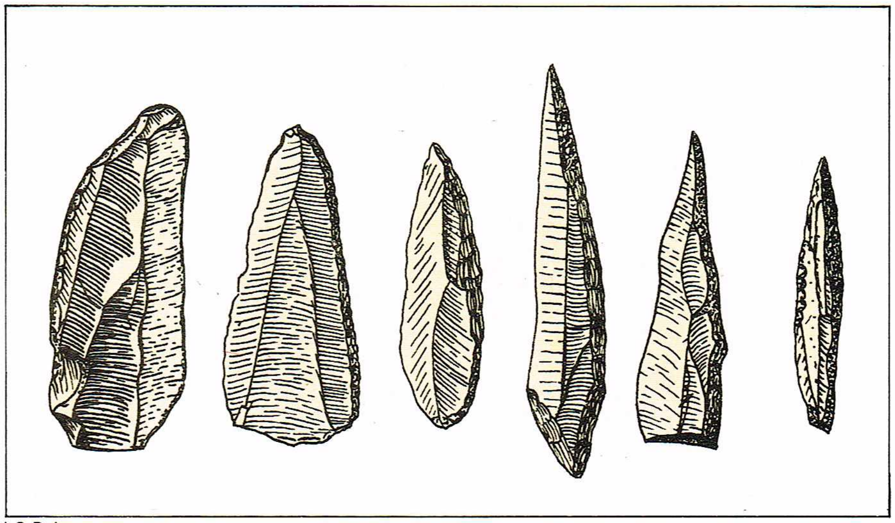
I.G.D.A.



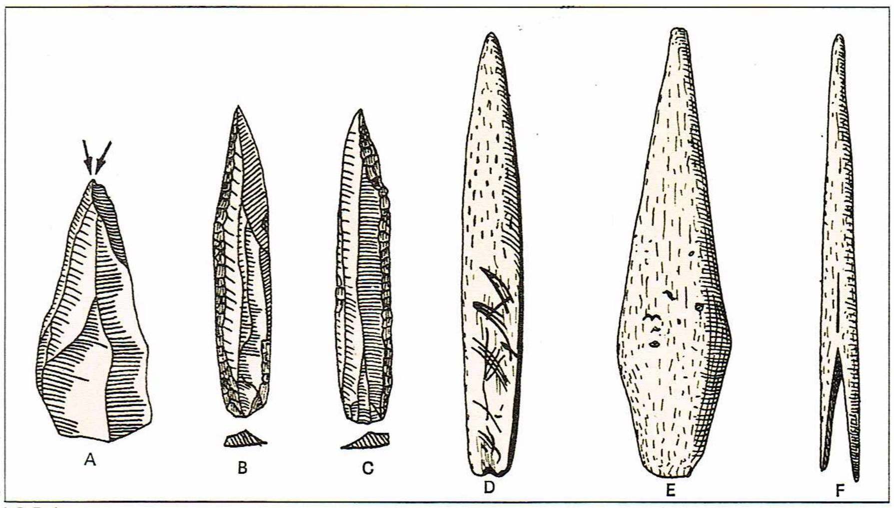
I.G.D.A.

▼ *En haut, industrie de Châtelperron et de La Gravette (réduit de moitié - d'après Bordes).*

En bas : A, burin dièdre du Périgordien supérieur *de Dolni-Vistonice (Tchécoslovaquie) ;*
B et C, pointes de La Gravette (d'après Bordes) ;
*D-E-F, industrie osseuse de l'*Aurignacien *: pointe osseuse à base fendue (d'après Mortillet et Biasutti).*



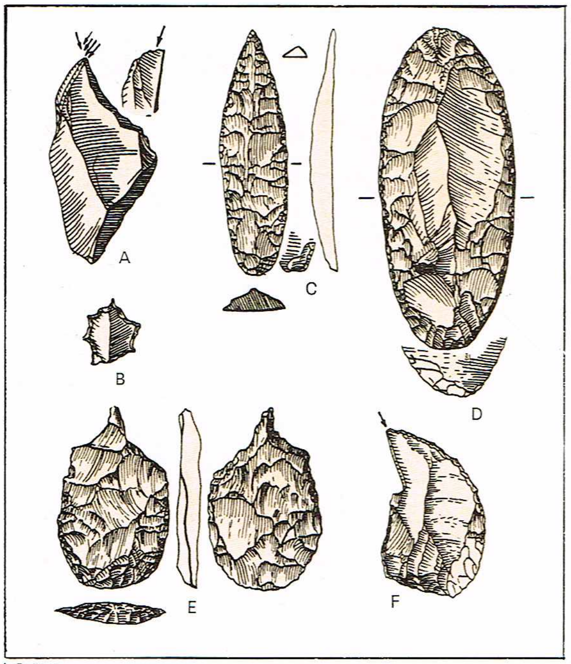
I.G.D.A.



I.G.D.A.

▶ *A gauche : A, burin busqué de La Ferrassie :* **Aurignacien II;** *B, perçoir multiple « en étoile » :* **Magdalénien I;** *C, pointe à face plane :* **Solutréen ancien;** *D, grattoir à retouche solutréenne :* **Solutréen ancien;** *E, perçoir-grattoir sur feuille de laurier :* **Solutréen moyen;** *F, burin :* **Magdalénien supérieur.** *A droite, industries* **de l'Aurignacien I :** *A, lame étranglée; B, lame aurignacienne; C, grattoir sur lame retouchée; D, pointe en os à base fendue provenant de Font-Yves en Corrèze; E, pointe en os à losange (La Ferrassie, Dordogne)* [*d'après Bordes*].

Périgordien supérieur multiforme, dont les niveaux à burins de Noailles devront sans doute être soustraits. L'origine de l'*Aurignacien* reste obscure. Il paraît être en France un faciès intrusif, comme le sera plus tard le Solutréen. L'outillage aurignacien, qui apparaît tout constitué, tant le lithique que l'osseux, évolue parallèlement au Périgordien. Il peut y avoir des cas d'alternance dans l'occupation humaine d'un même abri, ainsi que des



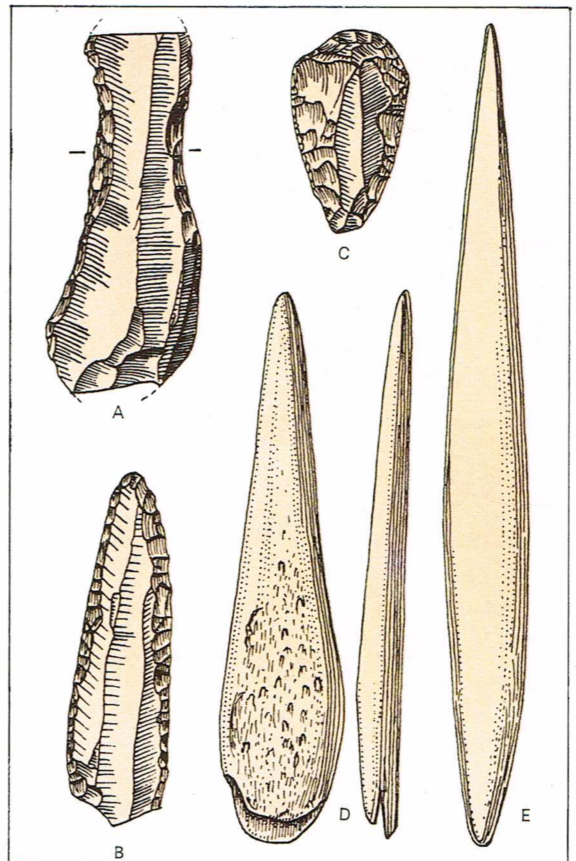
I.G.D.A.

cas de symbiose, toujours discutés, mais qui finiront par ne plus être mis en doute.

Avant la fin du Würm III, l'industrie *solutréenne* met fin à la fois à l'Aurignacien et au Périgordien. Contrairement à ce qui a été longtemps soutenu, elle ne vient pas d'Afrique du Nord. Reste l'hypothèse de l'Europe centrale, qui est également douteuse. La durée de cette industrie est relativement courte : deux ou trois millénaires avant et après 20 000 B.C. C'est une apogée de la taille du silex, grâce à la retouche par pression, facilitée par un chauffage préalable. En France, le Solutréen n'est connu qu'à l'ouest du Rhône. Si le gisement éponyme de Solutré est proche de la vallée de la Saône, les plus nombreux gisements se situent dans le Périgord et en Charente, avec prolongements vers les Pyrénées et le Solutréen espagnol. Les pointes à face plane, les « feuilles de laurier », les pointes à cran, les fines lamelles à bord abattu, les objets de parure, disparaissent si brutalement que les premiers occupants magdaléniens s'installeront parfois sur le sol de l'abri que les solutréens ont abandonné. Le pauvre « Magdalénien O » n'est alors discernable que par sa typologie. La disparition des lamelles à bord abattu, si abondantes au Solutréen supérieur, est totale. Ces premiers Magdaléniens ont parfois apporté leur matière première. L'évolution ultérieure se fera par saccades. Les « raclettes » du vieux Magdalénien vont disparaître devant un retour en force de l'outillage sur lamelles (Magdalénien II). L'outillage en os, qui va prendre une place essentielle, comporte des objets d'art mobilier de toute beauté. Apparus au Magdalénien IV, les harpons ont un rang de barbelures au V et deux au VI. Les microlithes géométriques annoncent l'Épipaléolithique. La glaciation würmienne meurt, d'autres genres de vie s'instaurent. L'art pariétal, sur lequel nous reviendrons, s'appauvrit et meurt, en France tout au moins.

● *L'Europe*. En partant de la France, deux axes doivent être prospectés : les péninsules méditerranéennes, ibérique et italienne, et l'Europe continentale, centrale et orientale.

L'Espagne est riche en industries du Paléolithique supérieur : Périgordien, Aurignacien, Solutréen, Magdalénien, Azilien. Les gisements vont du Pays basque et des Cantabres (Castillo) à la Catalogne et à l'Andalousie, où les grottes du Parpalló donnent une série allant du



I.G.D.A.

Périgordien au Solutréen et au Magdalénien avec de très nombreuses œuvres d'art. Moins prospecté, le Portugal ne paraît pas étranger à ces civilisations.

Dès la frontière française, les grottes de Grimaldi (Italie) se rattachent à l'ensemble aurignaco-périgordien. La grotte du Fossellone a livré un Aurignacien typique. L'industrie de la grotte Romanelli (Terre d'Otrante) serait contemporaine du Magdalénien. Il y a du Paléolithique supérieur en Sicile.

La Belgique est déjà en partie liée à l'Europe centrale. La Suisse n'a connu que des Magdaléniens suivant le retrait des glaciers. En revanche, l'Allemagne rhénane a connu le Périgordien et un Aurignacien original; mais on n'y a pas trouvé trace de Solutréen, ni de vieux Magdalénien. Le retrait de la glaciation permet l'approche de la grande plaine du Nord, où se développent des faciès épimagdaléniens : l'Hambourgien, l'Ahrensbourgien; il en est de même aux Pays-Bas et probablement aussi en Angleterre, où, après un Aurignacien et un Solutréen douteux, le Creswillien paraît être un épigone du Magdalénien final.

Dès qu'en progressant vers l'est, on atteint l'Autriche et la Tchécoslovaquie, des gisements très importants se révèlent. L'Autriche est riche en Aurignacien (Willendorf, Krems, etc.), auquel succède un Périgordien moyen et récent. Puis la séquence s'interrompt : pas de Solutréen, un Magdalénien *sub judicio*. Le Szélétien pourrait dériver, selon F. Bordes, d'un Moustérien à pièces foliacées (« Blattspitzen ») ; mais il ne peut être considéré comme un ancêtre du Solutréen. Il tient lieu ici tout à la fois de Périgordien et d'Aurignacien anciens. Le gisement morave de Dolni Vestonice est en tous points remarquable, et par sa richesse et par sa ressemblance étonnante avec le Périgordien supérieur « classique »; le site de Pavlov n'est pas moins intéressant. L'un et l'autre datent d'environ 25 000 ans. Citons aussi Pekarna et Predmost. La richesse de cette région en œuvres d'art mobilier a été une révélation pour le préhistorien occidental. Si le Solutréen est absent, le harpon magdalénien de Pekarna, dit à trois rangs de barbelures (en réalité deux, l'un étant dédoublé), est une pièce exceptionnelle.

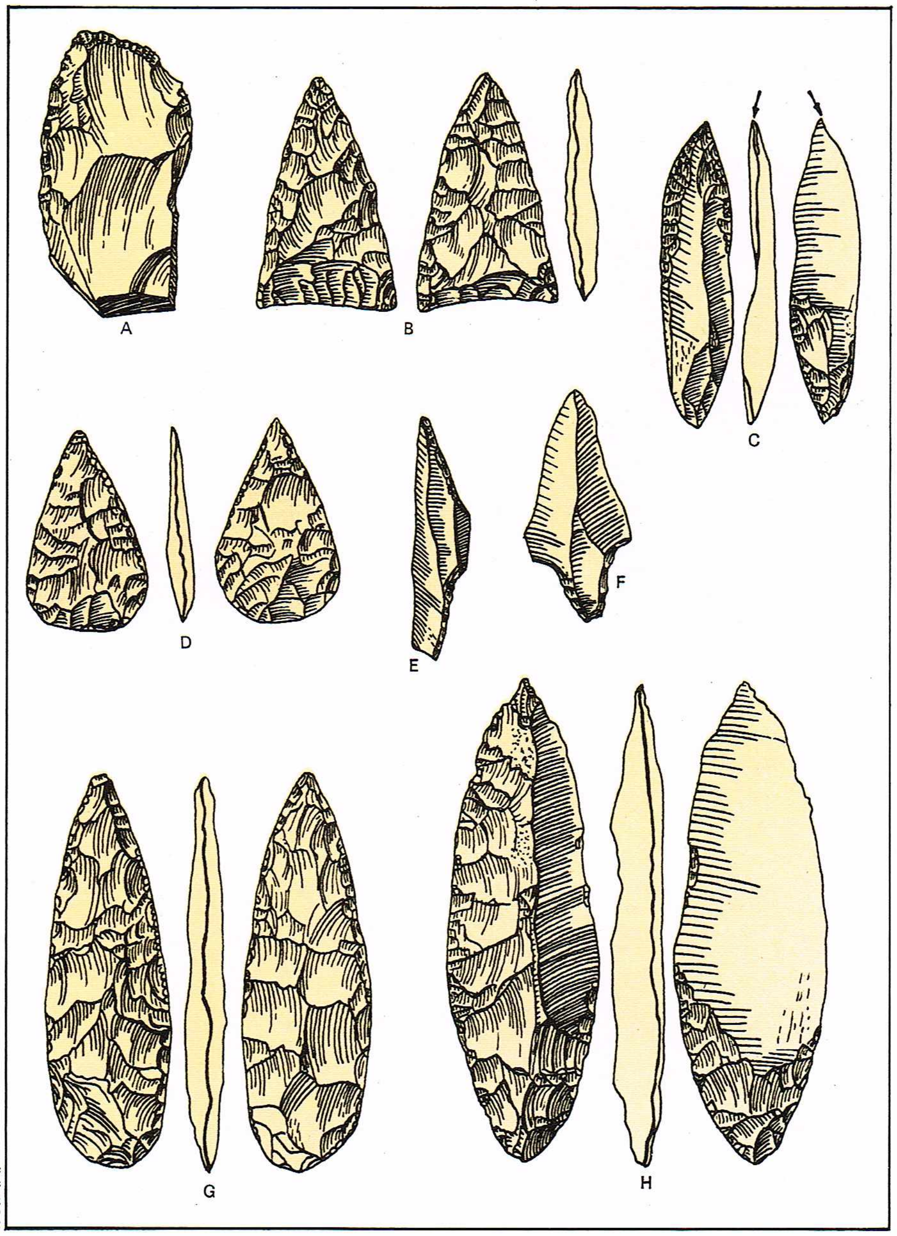
En Hongrie, se trouve la station éponyme du Szélétien (grotte de la Szeleta). L'Aurignacien est aussi présent et a été daté en un point d'environ 29 000 ans B.C.

Le Magdalénien reste douteux. Le même qualificatif peut être appliqué aux industries trouvées en Pologne, dont certaines présentent des affinités aurignaciennes; mais l'ensemble est assez original pour justifier des noms régionaux comme le Masovien et le Tarnovien, qui paraissent être des épigones du Magdalénien.

Il faut atteindre la partie européenne de l'U.R.S.S. pour rencontrer un Paléolithique supérieur abondant mais qui pose d'autant plus de problèmes qu'il s'intègre moins dans le schéma classique de l'Europe occidentale. Il n'y a en fait que des affinités plus ou moins marquées, comme le Périgordien ou le Magdalénien (Molodova 5, sur le Dniestr), bien que les cadres chronologiques s'inscrivent dans ceux des industries occidentales (du XXIe au Xe millénaire B.C.). Pour le professeur Bordes, d'éventuelles assimilations ne seraient pas plus fondées dans d'autres gisements de la même région (Babini, Voronovitsai, Mezzin, dans le bassin de la Diesna). L'ensemble de Kostienki-Borchevo, sur le Don, est d'une extraordinaire richesse, tant en industries qu'en objets de parure, et dans certains cas on observe de remarquables lieux d'habitat; une « maison » au bâti en os de mammouth couvrait 150 m^2 (Kostienki II). On peut étendre à tous ces gisements, y compris ceux de Borchevo, du Don inférieur de Crimée et de Vladimir (Soughir), le jugement du professeur Bordes sur Kostienki IV : « Malgré quelques ressemblances..., la distance et certains caractères font que, pour le moment, l'hypothèse d'une convergence est la seule qu'on puisse soutenir. Mais il y a des affinités occidentales... »

● *L'Asie*. Comme pour le Paléolithique moyen, il faut mettre à part la frange moustérienne du Proche-Orient et certains points explorés du Moyen-Orient. Des gisements sont justement célèbres, par exemple : Shanidar (Kurdistan), Ksar Akil (Liban), Jabroud (Syrie). Encore notre connaissance de ces sites dépend-elle de la qualité des fouilles, qui ne fut pas toujours digne de la richesse et de l'intérêt des dépôts archéologiques. On a voulu voir dans l' « Émiréen » une industrie de transition, traduisant une évolution sur place du Moustérien au Paléolithique supérieur; cette hypothèse conforterait la thèse des « Hommes fossiles de Palestine », considérés eux aussi comme intermédiaires entre l'Homme de Néandertal et *Homo Sapiens*.

La coupe de Jabroud pose même le problème d'un « Pré-Aurignacien » qui, à la fin du Würm II, serait antérieur à un Moustérien évolué. Le gisement clé est probablement Ksar Akil, où un Aurignacien vrai, qui ne fait aucun doute, est précédé de formes apparentées au Périgordien et au Solutréen, et suivi d'une sorte de vieux Magdalénien. Les fouilles en cours, conduites d'une façon très scientifique, préciseront ces traits. Il y aura lieu de revoir dans le détail la terminologie proposée : Baradostien, Émiréen, Antélien, Atlitien, Kébarien, etc.



▲ *A, racloir du niveau inférieur de* Kostienki I; *B, pointe triangulaire biface de* Kostienki I, *niveau inférieur; C, pointe à face plane légèrement retouchée à la base, du* Jermanovicien; *D, pointe foliacée biface de Miskolc,* Szélétien hongrois; *E, pointe à cran :* Ahrensbourgien; *F, pointe à soie :* Culture de Bromme; *G, pointe foliacée biface de la Szélétie :* Szélétien hongrois; *H, pointe à face plane légèrement retouchée à la base :* Jermanovicien *(d'après Bordes).*

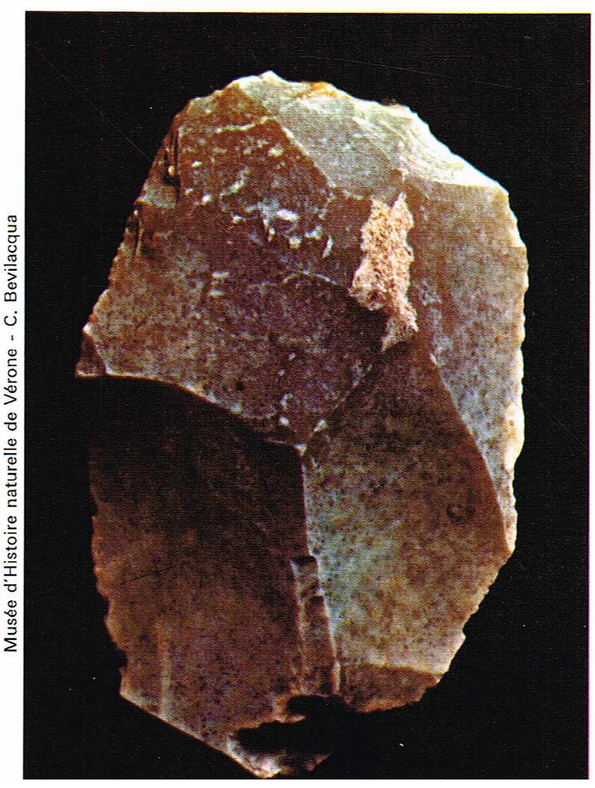
Musée d'Histoire naturelle de Vérone - C. Bevilacqua



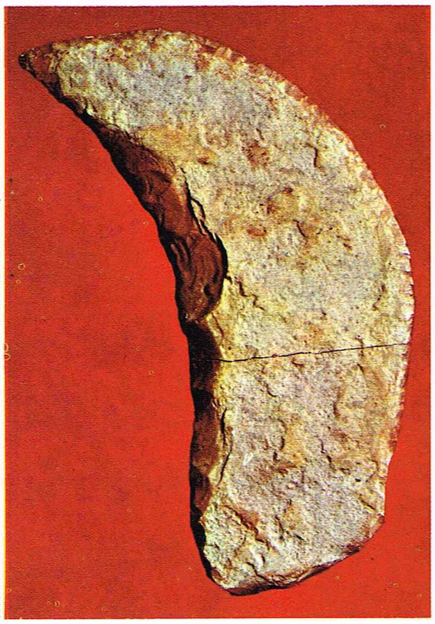
Musée d'Histoire naturelle de Vérone - C. Bevilacqua



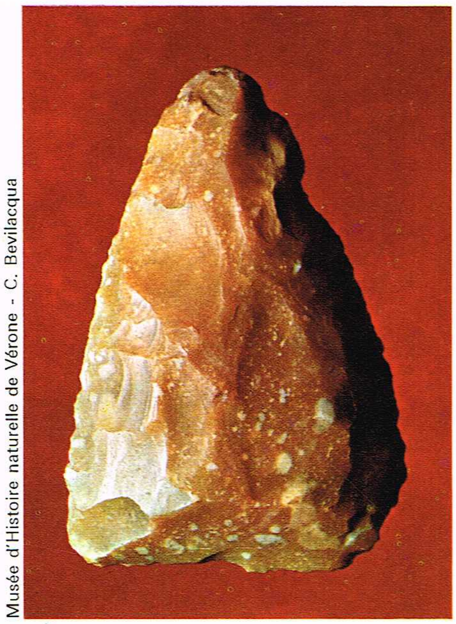
Musée d'Histoire naturelle de Vérone - C. Bevilacqua



◀ *Trois objets du* Magdalénien : *à gauche, un perçoir sur lame; au milieu, un harpon en os; à droite, un grattoir sur éclat.*



Musée d'Histoire naturelle de Vérone - C. Bevilacqua



Musée d'Histoire naturelle de Vérone - C. Bevilacqua

▲ *A gauche, industrie lithique des Kjökkenmöddinger du Danemark; à droite, « Campignien » de Gargano, en Italie.*

D'immenses régions asiatiques sont à peu près inexplorées. Les trop rares points de repère sont : en Chine, l'Ordos et Choukoutien, en Sibérie, Malta et Bouriet, avec de nombreux objets de parure et d'art mobilier. Ce caractère très localisé des connaissances est d'autant plus gênant qu'il ne fait de doute aujourd'hui pour aucun chercheur sérieux que la colonisation préhistorique du continent américain s'est faite par le Nord-Est sibérien.

Longtemps rattachées au continent asiatique, les îles du Japon ont été occupées par l'Homme paléolithique. Les recherches préhistoriques à Hokkaido et Hondo, appuyées sur des datations absolues (14 C et hydratation de l'obsidienne) le confirment de façon définitive. L'attention doit donc être portée, dans le Pacifique, sur les terres qui ont pu ne pas être insulaires à certaines périodes du Quaternaire. Les Philippines, l'Indonésie, Bornéo et jusqu'à l'Australie émergent d'un plateau continental qui contraste avec les fosses abyssales bordières. Il y a très vraisemblablement du Paléolithique aux Philippines, à Célèbes, Bornéo (grotte de Niah, Sarawak), et sans doute en Australie.

● *L'Amérique*. Le continent américain a été abordé par le détroit de Behring, ou par le plateau qui unit les îles Aléoutiennes (mais cette dernière hypothèse est plus douteuse). Le détroit a pu totalement disparaître lors des régressions marines. La voie de pénétration a dû être la vallée du Yukon, qui permettait d'éviter les montagnes couvertes de neige et les glaciers. Ces événements se seraient produits au cours des stades würmiens, ce qui n'exclut donc pas la possibilité d'un Paléolithique moyen et rend probable celle d'un équivalent chronologique du Paléolithique supérieur. Les gisements proposés, avec l'appui de dates radiométriques, restent *sub judicio ;* mais il semble bien qu'au Postglaciaire, le continent tout entier, du Nord au Sud, ait été découvert.

Le « Paléo-indien » d'Amérique du Nord doit commencer vers 10 000 B.P. Il est marqué par la succession chronologique de types de pointes : Sandia, Clovis, Folsom. La technique de taille des pointes de Clovis est unique au monde. On chasse le mammouth, puis le bison. En Amérique du Sud, des « complexes industriels » sont datés de 14 000/12 000 B.C. au Venezuela, de 12 000/10 000 en Équateur et au Pérou, de 10 000/7 000 en Patagonie.

Une hypothèse intéressante soutient qu'à partir de la réouverture du détroit de Behring et de la découverte de la navigation sur les grands fleuves puis en haute mer, l'apport et la diffusion du Néolithique ont emprunté des voies nouvelles.

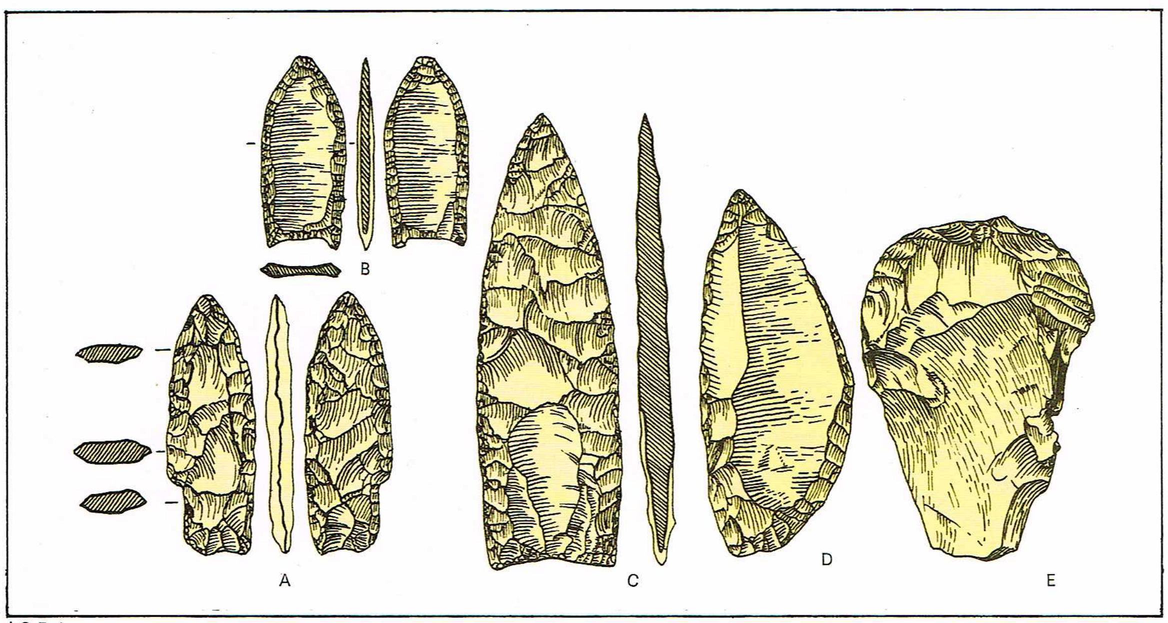
Au IVe millénaire, paraît commencer la navigation transpacifique.

● *L'Afrique*. Ce continent est beaucoup mieux connu que l'Asie ou l'Amérique, et l'ensemble des faits acquis impose la notion d'une *régionalisation* des cultures.

En Afrique du Nord, l'Atérien étant désormais considéré comme un faciès moustérien, le Paléolithique supérieur est maintenant représenté par l'Ibéromaurusien, contemporain du Magdalénien et peut-être du Solutréen de France. Cette industrie est littorale, de la Tunisie méridionale au Maroc. Ses porteurs, les Hommes de Mechta el-Arbi, appartiennent au groupe des Cro-magnoïdes, comme les Hommes du Paléolithique supérieur de l'Europe occidentale.

Bien plus récente est la « série » capsienne : Capsien typique, supérieur (ou évolué, aux multiples faciès), Néolithique « de tradition capsienne ». De très nombreuses datations radiométriques permettent de cerner cette civilisation, avec une précision parfois abusive, entre le VIIe et le IIIe millénaire B.C. Le Capsien évolué a pénétré au Sahara. La persistance d'une tradition capsienne y est d'autant plus marquée que la « néolithisation » telle qu'on la définit aujourd'hui y est moins achevée. Dans le Sahara méridional, où l'Atérien pourrait avoir longtemps persisté, la néolithisation est ancienne : le Néolithique saharo-soudanais remonte au VIIe millénaire.

Le Paléolithique supérieur de Cyrénaïque paraît tourné vers l'Est et étranger au Maghreb. La préhistoire de l'Égypte est en cours de réexamen ; or, il s'agit du pays charnière entre l'Orient et l'Afrique. Après un Paléolithique moyen de débitage Levallois, dont le « Sébilien » ne découle pas chronologiquement — il est trop récent, épipaléolithique — le Silsilien et le Sébékien, récemment



I.G.D.A.

▶ *Industrie des Paléo-Indiens d'Amérique du Nord : A, pointe de Sandia (grotte de Sandia); B, pointe de Folsom (Folsom); C, pointe de Clovis (Blackwater Draw); D, couteau ou racloir; E, grattoir (d'après Bordes).*

reconnus, seraient d'âge paléolithique et non sans affinités avec l'Ibéromaurusien du Maghreb. L'Égypte, où se côtoient industries d'inspiration Levallois et industries lamellaires, n'a pas été un isolat.

La « révolution néolithique » et la fin de la préhistoire

Dans les régions qui avaient connu cet apogée de civilisation que fut l'Age du Renne, avec son art mobilier et pariétal, les conditions de vie postglaciaires entraînèrent un bouleversement profond. La faune recherchée par les chasseurs paléolithiques disparaît ou émigre : plus de mammouths, de rhinocéros, de rennes surtout. La forêt se renouvelle et s'étend. Après un temps plus ou moins long où subsistent les genres de vie fondés sur la chasse, la pêche et la cueillette, et que l'on désigne sous les termes d'*Epipaléolithique* ou *Mésolithique,* la grande transformation se produit.

Ces civilisations qui succèdent immédiatement au Paléolithique sont très diverses. Tant en Europe occidentale qu'en Afrique du Nord, la récolte des escargots joue un rôle important dans l'approvisionnement en nourriture. Sur les rivages, les Mollusques d'eaux salées ou douces sont collectés. « Kjökkenmöding », « Concheiro », « Escargotière » désignent les amas de coquilles des tas de refus. Mêlés de pierres brûlées et de cendres, ils justifient leur nom arabe dans le Maghreb : « rammadya » (cendrière). Il y a plusieurs milliers de rammadya en Algérie orientale et en Tunisie centrale. Ces genres de vie s'attarderont plus ou moins selon les régions, selon la date où se manifestera la « révolution néolithique ».

C'est probablement dans le Proche-Orient qu'elle a été la plus précoce. C'est là en tout cas que nous saisissons le mieux le plus ancien passage d'un genre de vie de chasseur-prédateur *(hunting-gathering)* à celui d'éleveur et d'agriculteur, producteur de vivres *(food-producer)*. Au contraire de ce qui se passe en Afrique, par exemple, les céréales essentielles : orge et blé, certains des animaux domestiques : chèvres et moutons, étaient endémiques à l'état sauvage, dans le Proche- et le Moyen-Orient. La « néolithisation » y est donc sensible plus tôt qu'ailleurs. L'unité chronologique est maintenant le millénaire. Le phénomène néolithique se produit, suivant les régions, du IXe millénaire avant J.-C. jusqu'à des époques qui peuvent être très proches de nous.

Bien que la seule définition valable du Néolithique soit fondée sur un genre de vie pastoral et agricole, il est extrêmement difficile de recueillir, dans la plupart des sites, des céréales cultivées, et la détermination d'après les débris osseux d'animaux domestiques reste hypothétique dans bien des cas. On a donc fondé l'étude du Néolithique sur les documents technologiques qui reflètent, plus ou moins pertinemment, le nouveau genre de vie. Le plus classique, mais non le meilleur, tout au contraire, est la pierre polie. Le Néolithique fut longtemps appelé l'« Age de la pierre polie »; or, le polissage était connu antérieurement; les haches et même les herminettes ne sont pas des arguments décisifs. Les pierres polies perforées qui ont pu servir de poids de bâtons à fouir *(digging sticks)* sont d'attribution douteuse. Le matériel de broyage : meules, molettes et pilons, paraît plus utilisable, bien qu'il puisse convenir à une simple cueillette et ait été connu avant le Néolithique pour broyer les matières colorantes, par exemple. Les pointes de traits, dites très généralement « pointes de flèches », témoignent du maintien d'activités de chasse ou de guerre, mais non d'une vie agricole et pastorale.

La céramique est en fait le principal « fossile directeur » : cependant elle n'apparaît pas toujours au début de la néolithisation, et il y a des stades « précéramiques ». A ce sujet tout est donc très imprécis : la réalité semble insaisissable. Il faut que convergent toutes sortes de données pour emporter la conviction. Cela explique la multiplication par les auteurs des « faciès » néolithiques régionaux.

C'est dans le Proche-Orient que la néolithisation paraît la plus précoce. Au VIIIe millénaire avant J.-C., Jéricho, par exemple, est déjà une petite cité ceinte de murailles et d'un fossé, à l'intérieur desquels s'abritent des maisons et des silos à grains. Tout le « croissant des terres fertiles », où naîtront les civilisations de l'Orient classique, participe à ce courant. Mais il ne faudrait pas oublier que, presque en même temps, le phénomène néolithique apparaît et se développe dans un Sahara qui n'est pas encore le désert d'aujourd'hui.

L'expansion du Néolithique paraît en partie liée au développement de la navigation fluviale et maritime. Les pirogues monoxyles puis les coques à membrures calfatées au bitume, en Méditerranée orientale tout au moins, permettent d'atteindre les îles et les continents. Cela est vrai de la Méditerranée comme du Pacifique, des Canaries comme de la Crête ou de l'Indonésie, voire de la côte Pacifique sud-américaine.

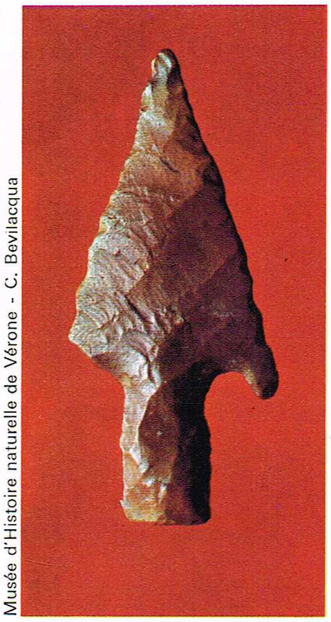
L'usage de l'écriture, qui clot l'ère des « révolutions néolithiques », fait apparaître les premiers *documents historiques*. On passe ainsi de la préhistoire à l'histoire; mais comme cette transformation n'est pas simultanée dans tout le monde habité par l'Homme, il subsiste plus ou moins longtemps des « peuples sans écriture », soit qu'ils n'en aient pas eu, soit qu'il n'en subsiste aucune trace pour nous déchiffrable. On doit réserver le terme de *Protohistoire* à l'étude des populations contemporaines des civilisations historiques qui ont pu nous parler d'elles. Avant Champollion, on voyait l'Égypte pharaonique à travers les textes grecs. Le même problème s'est posé ou même se pose encore pour les Étrusques, les Crétois, la Gaule indépendante, la Germanie, les civilisations précolombiennes. Le contact s'établit ainsi entre l'archéologie et l'ethnologie.

L'art préhistorique

Art mobilier, art pariétal; art paléolithique, mésolithique, néolithique; art naturaliste, figuratif, schématique : telles sont les étiquettes habituellement utilisées et dont chacune des associations possibles définit un moment, un caractère, un style de l'art préhistorique.

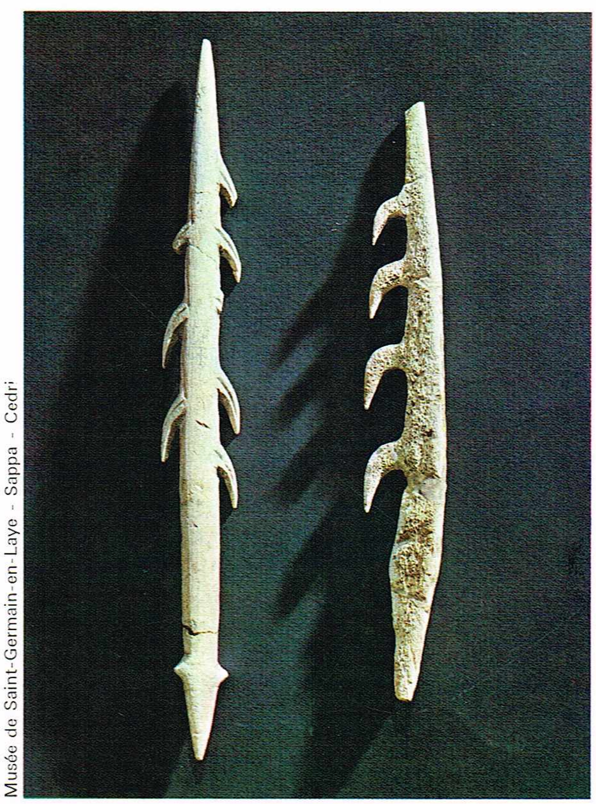
— L'*art mobilier.* Outre sa valeur esthétique, il présente l'avantage d'être très généralement associé à des niveaux archéologiques datables, ce qui n'est que trop rarement le cas de l'art pariétal. Mais la notion même d'art mobilier est délicate. Si l'on tient simplement compte de l'émotion esthétique qu'éveillent en nous les documents préhistoriques, il est évident que tel biface acheuléen taillé au percuteur tendre, telle pointe moustérienne, telle feuille de laurier ou pointe à cran solutréenne ou tel harpon magdalénien sont, par les seules formes que l'artisan préhistorique leur a données, des œuvres d'art.

En fait, on réserve le terme d'« art mobilier » à la décoration sculptée, gravée ou peinte, de supports qui vont du bloc à la plaquette et à l'objet typologiquement élaboré,



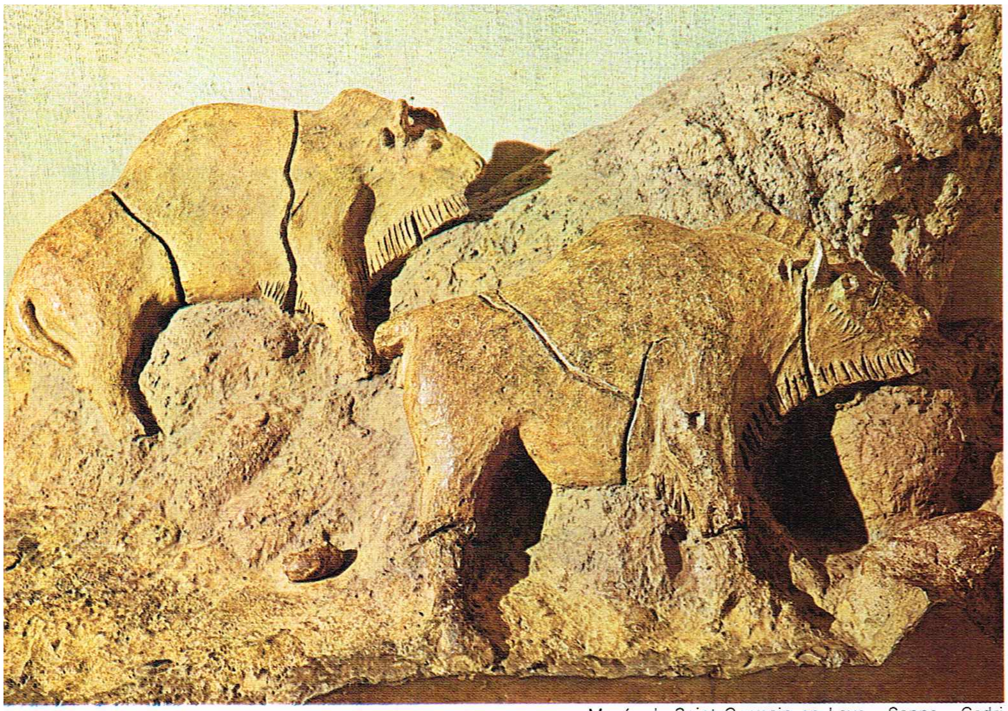
Musée d'Histoire naturelle de Vérone - C. Bevilacqua

▲ ***Pointe de flèche de la période prédynastique du Fayoum en Égypte.***



Musée de Saint-Germain-en-Laye - Sappa - Cedri

◀ ***Deux harpons magdaléniens en provenance de la Madeleine, en Dordogne (à gauche), et de la Laugerie basse (à droite).***



Musée de Saint-Germain-en-Laye - Sappa - Cedri



Musée de Saint-Germain-en-Laye - Sappa - Cedri

▲ *Deux chefs-d'œuvre de l'art mobilier paléolithique : à gauche, un moulage des bisons d'argile du « Tuc d'Audoubert » (Ariège); à droite, un moulage d'une statuette anthropomorphe : la « figurine à la capuche », de Brassempouy (Landes).*

▼ *A gauche, un moulage du « Bâton de commandement » de Teyjat (Dordogne); à droite, un propulseur provenant de la grotte de Placard (Vilhonneur, Charente).*

le « bâton percé » ou le « propulseur » par exemple. Dans tous les cas, il s'agit d'œuvres attribuées à coup sûr à *Homo sapiens*, excluant ainsi les Néandertaliens et *a fortiori* les Pithécanthropiens.

Le grand art mobilier paléolithique appartient ainsi aux Aurignaciens, Périgordiens, Solutréens et Magdaléniens. Les classifications qui ont été proposées tendent à s'inscrire dans un cadre chronologique, en partant à la fois des positions stratigraphiques et des styles. Plus récemment, est apparue la notion de « province », qu'il s'agisse de l'Aquitaine française ou de l'Europe centrale et orientale.

L'art mobilier paléolithique contient d'indiscutables chefs-d'œuvre, tels « la Figurine à la capuchette » de Brassempouy, la « Vénus » de Lespugue, et tant d'autres documents, dont le musée des Antiquités nationales, au château de Saint-Germain-en-Laye, a organisé récemment une exposition très révélatrice. Outre les figurations féminines, fréquemment sculptées en ronde bosse, que l'on qualifie traditionnellement de « Vénus » et dont le nombre s'accroît au fil des années, signalons les plaquettes calcaires de La Marche, avec des figurations humaines, les modelages d'argile comme les célèbres bisons du Tuc d'Audoubert, les bas-reliefs animaliers de Charente ou de Dordogne (La Chaire-à-Calvin, Sers, Laussel, Cap-Blanc, etc.). Mais, dans un ensemble d'une richesse et d'une variété infinies, ce qui émeut le plus est sans doute le décor des bâtons percés (en bois de renne), autrefois qualifiés de « bâtons de commandement », celui de Teyjat (Dordogne) par exemple, et les propulseurs, de la région pyrénéenne. C'est un très grand art, qui s'éteindra en Europe avec la fin du Paléolithique supérieur et la déglaciation. S'il avait survécu, à quels sommets eût-il conduit l'Humanité?

Tout récemment, un chercheur américain, Marshack, a proposé de reconnaître dans certains groupes de signes les éléments d'un calendrier. Grâce à des moyens techniques très élaborés, il a pu établir la succession de gravures sur un même objet et en proposer une interprétation. Si tout dans son hypothèse n'est pas encore démontré, il n'en reste pas moins que sa démarche scientifique, très neuve, a apporté une vision nouvelle d'une partie des éléments de l'art mobilier paléolithique.

Un relais est pris, au Néolithique, par l'extraordinaire art mobilier de l'Afrique saharienne. En particulier, la statuaire de ronde bosse est considérable, qu'il s'agisse du bélier de Tamentit, du Bovidé de Silet (Hoggar) ou de la gazelle de l'Imakassen (Tassili-n-Ajjer). Le Tassili oriental paraît bien être le foyer de cet art, dont les équivalences techniques avec l'Égypte pharaonique ne peuvent, en l'état actuel de nos connaissances, être appuyées par des relations chronologiques ou culturelles.

— *L'art pariétal*. L'abbé Breuil, qui, pendant plus d'un demi-siècle, domina la recherche préhistorique dans le monde entier, avait la vision d'un « Grand Art d'Occident » qui, parti d'Europe au Paléolithique supérieur, passait par la Péninsule ibérique, atteignait l'Afrique du Nord et le Sahara au Néolithique et aboutissait, en Afrique méridionale, à la « Dame blanche » de Brandberg, et à l'art pariétal attribué aux Bushmen. Une telle hypothèse ne peut plus être défendue : en effet, l'art paléolithique atteint l'Oural, l'art néolithique nord-africain déborde dans la Péninsule asiatique, et même le continent américain ne peut être négligé.

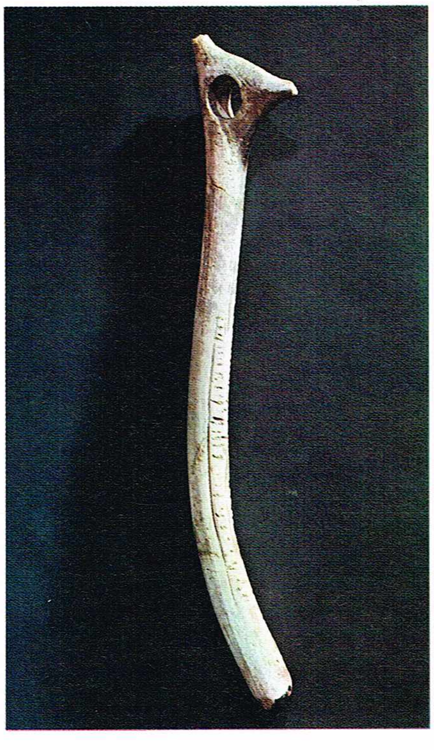
Il n'en demeure pas moins que nous pouvons prendre comme exemples :

l'art pariétal *paléolithique* de la France et de l'Espagne, avec ses extensions à l'Italie et à l'U.R.S.S.;

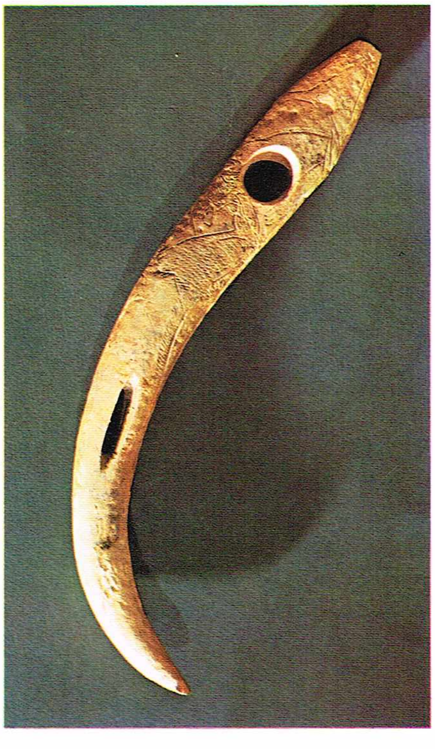
l'art *mésolithique* du Levant espagnol;

l'art *néolithique* de l'Afrique du Nord et du Sahara, avec ses prolongements à l'est de la mer Rouge.

— L'art *paléolithique* de la France du Sud-Ouest et de l'Espagne du Nord-Ouest, dit « franco-cantabrique » ou « aquitano-cantabrique », est celui des « grottes ornées ». Ces « grottes-temples », selon l'expression employée pour désigner celle de Cabrerets (Lot), ou « grottes-sanctuaires », doivent être abordées avec admiration et respect. Les grottes ornées ne sont pas seulement des galeries souterraines d'œuvres d'art; leur sol, souvent détruit par le passage des hommes modernes et l'aménagement « touristique », fait partie d'un tout prodigieusement évocateur. Les fouilles, trop hâtivement



Musée de Saint-Germain-en-Laye - Sappa - Cedri



Musée de Saint-Germain-en-Laye - Sappa - Cedri

conduites à Lascaux, ne nous ont pas donné, autant qu'elles auraient pu le faire, les documents qui eussent permis de comprendre l'histoire de la décoration pariétale. Plus récemment, dans des grottes encore intactes, les empreintes laissées au sol par le passage des femmes et des enfants surtout nous ont apporté des éléments évocateurs quant à la fréquentation de ces sanctuaires. Le Dr Pales y a consacré des études bouleversantes.

Depuis la découverte d'Altamira (1878), le nombre des sites d'art pariétal paléolithique a largement dépassé la centaine, et il s'accroît encore d'année en année. Néanmoins, les sceptiques n'ont pas tous disparu : les incidents de Cabrerets, la « bataille » de Rouffignac sont proches de nous.

Bien qu'essentiellement « animalier », cet art n'ignore pas systématiquement l'Homme. Il comprend aussi de nombreux « signes » difficiles à classer et plus encore à interpréter. Les *juxtapositions* d'animaux sont d'autant plus artificielles que leurs constituants vivent en groupes spécifiques dans des biotopes différents, ce qui pose le problème de la « composition » des panneaux ornés. La fréquence des *superpositions* oriente la recherche dans une direction très différente : ce que nous voyons est le dernier état d'un palimpseste et non un ensemble structuré. Cela est d'autant plus obscur que le paysage végétal n'est pas figuré, pas plus que le sol d'ailleurs. Les rapports dimensionnels des figures sont peu corrects, il n'y a très généralement pas d'échelle commune.

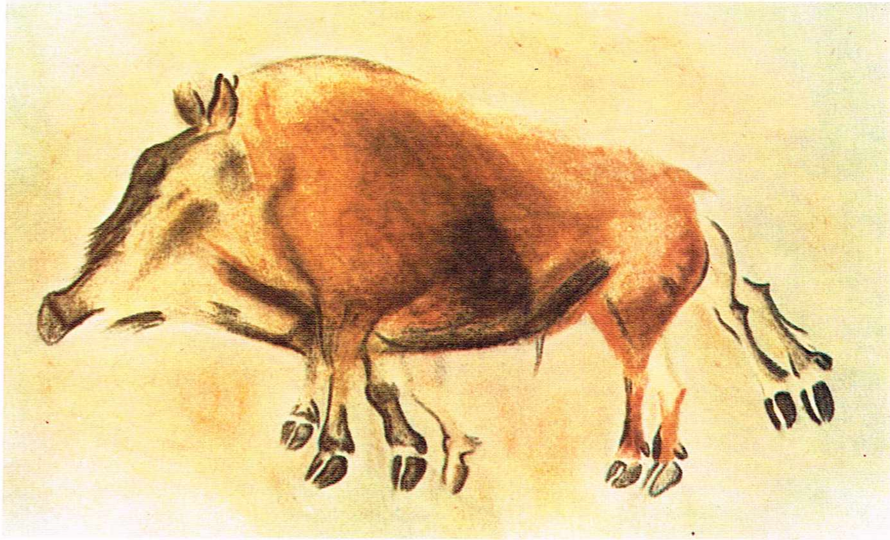
Deux problèmes dominent tous les autres : celui de la *chronologie* et celui de l'*interprétation,* de la *signification* de l'art pariétal. Alors que nous disposons, pour le Paléolithique supérieur, d'une chronologie absolue de plus en plus serrée grâce à la multiplication des dates radiométriques (14 C), les auteurs ne s'accordent pas sur la position chronologique des œuvres d'art, c'est-à-dire sur leur appartenance à l'Aurignacien, au Périgordien, au Solutréen ou au Magdalénien. Il est trop rare que des fragments de sculptures ou de peintures pariétales soient pris dans des couches archéologiques datées.

On a longtemps vécu sur la classification de l'abbé Breuil, fondée sur ce qu'il pensait être l'évolution des styles. Il distingua ainsi deux cycles : l'aurignaco-périgordien et le solutréo-magdalénien. L'idée fondamentale était celle de l'*homogénéité* de cet art, dont l'évolution aurait été donc unilinéaire, en allant du simple au complexe. Cette conception résiste mal à la notion de la durée de la période considérée, quelque 20 000 ans. Il paraît peu soutenable que des croyances et des rites aient pu se maintenir inchangés pendant une aussi longue période. Une interprétation unique de l'ensemble artistique est donc aventureuse.

Ce fut d'abord la théorie de l'« art pour l'art », aujourd'hui abandonnée, puis celle de l'art magique, qui a encore de nombreux partisans, et totémique. Pour l'abbé Breuil, les grottes ornées sont des sanctuaires où se déroulaient des cérémonies sacrées, ce qui est sans doute vrai pour les grottes profondes, mais moins certain pour les abris sous roche qui constituent, grâce à leur éclairement naturel, des lieux d'habitat. La magie sympathique aurait pour objet essentiel la fécondité.

Plus récemment, A. Laming-Emperaire et le professeur Leroi-Gourhan sont sortis des sentiers battus en rejetant le comparatisme ethnographique et les interprétations devenues classiques. Leur démarche consiste à tirer d'une analyse systématique et statistique des œuvres d'art des tendances, voire des constantes qui manifestent la volonté de l'artiste et orientent vers une signification. En étudiant la fréquence, la répartition spatiale et les associations d'animaux figurés, en utilisant les signes accompagnant les figures, Leroi-Gourhan conclut à l'aménagement systématique des sanctuaires, ce que l'abbé Breuil se refusa à admettre jusqu'à sa mort. Le dénominateur commun de tout l'art pariétal serait d'ordre sexuel. Tout est ainsi remis en question, et ordonné dans un système cohérent dans l'espace des grottes et dans le temps du Paléolithique supérieur, système qui a suscité un légitime intérêt dans le monde entier et alimenté d'âpres controverses. Peut-être une interprétation globale est-elle impossible : tel est l'avis qui paraît prédominer.

Quoi qu'il en soit, l'émotion artistique qui naît d'Altamira, Lascaux, Niaux, Pech-Merle, pour ne citer que les exemples les plus communs, est hors de discussion. Cet art n'est ni primitif, ni l'œuvre de « Primitifs ».



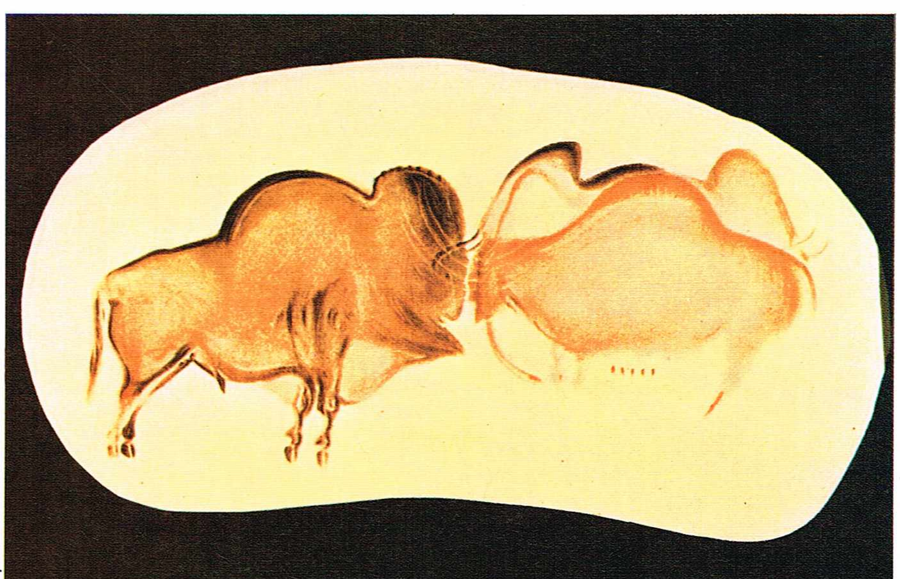
Musée de l'Homme

▲ ***Dessin de l'abbé Breuil reproduisant un sanglier de la grotte d'Altamira en Espagne (Paléolithique supérieur).***

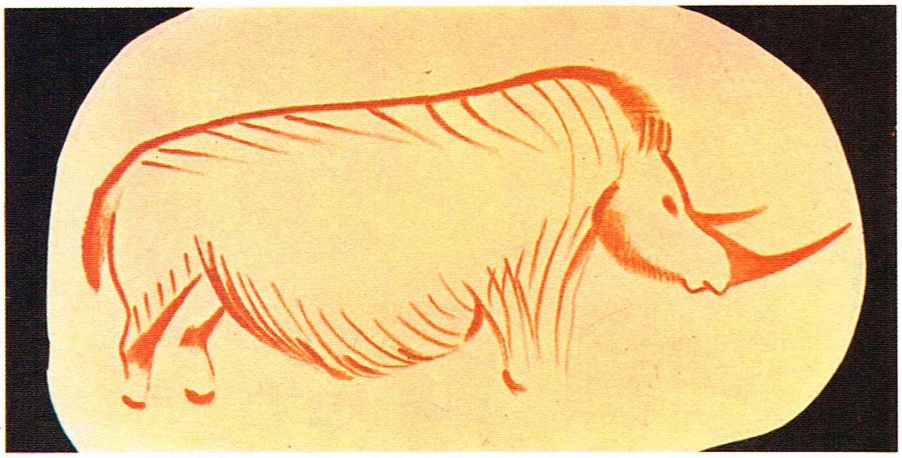
— Au *Mésolithique,* après la fin des civilisations de l'« Age du Renne », se maintient dans certaines régions un art très différent, qui a son apogée dans le Levant espagnol. Cet art figuratif, puis schématique, fait une place beaucoup plus considérable aux figurations humaines, en tableaux composés évoquant telle ou telle activité : les scènes de chasse, de guerre, de danse, de la récolte du miel font la transition entre le Paléolithique supérieur et le Néolithique. Parmi les quelque cent sites ornés, les célèbres « Danseuses de Cogul » (Lerida), l'ensemble d'Albarracin (Teruel), les abris de la région de Castellon de la Plana (Morella, La Gasulla, etc.), ceux de la Valltorta, des régions de Valence (Dos Aguas) et d'Albacete (Alpera, Minateda, Nerpio), font partie d'un tout extrêmement riche, varié, et tellement original qu'il n'a pas fini de poser des problèmes de chronologie et d'affinités.

— Au *Néolithique* et après celui-ci, l'Afrique tient dans le développement chronologique de l'art pariétal préhistorique une place de choix. Il s'agit surtout de l'Afrique saharienne, des massifs montagneux qu'elle inclut et qui la bordent. Tous les préhistoriens sérieux ont renoncé à la vieille hypothèse de relations entre les arts pariétaux de part et d'autre de la Méditerranée. Dans les pays du Maghreb, le foyer originel est sans doute la civilisation capsienne, et plus précisément à El-Mekta (région de Gafsa, Tunisie), le gisement *princeps* du « Capsien typique » : la sculpture, la gravure (sur pierre ou sur œuf d'autruche) annoncent la floraison artistique du Néolithique dit de « tradition capsienne ». Celui-ci intéresse dans son ensemble l'Atlas présaharien et

▼ ***Deux bisons de la grotte de Font-de-Gaume en Dordogne; sur la droite, on peut noter la surimposition d'un mammouth (dessin de l'abbé Breuil).***



Ray Delvert - Villeneuve-sur-Lot



Ray Delvert - Villeneuve-sur-Lot

▲ *Rhinocéros bicorne de facture aurignacienne, de la grotte de Font-de-Gaume (dessin de l'abbé Breuil).*

déborde plus au nord dans le Constantinois et la région de Tiaret. Chronologiquement, il se prolonge certainement au-delà du Néolithique, dans la protohistoire. Les gravures en sont l'élément essentiel et les animaux, tant chassés que domestiques, y tiennent une place de choix. On a pu qualifier de « monumentales » les figurations du buffle antique *(Homoioceras antiquus)* ou la *Curée des lions* du Kef Messiouer.

L'association avec le bélier est assez fréquente, et il n'y a aucune raison de penser qu'elle ne soit pas synchrone, car le buffle antique a vécu jusqu'à l'aube des temps historiques, même si, de nos jours, l'espèce et même le genre doivent être considérés comme fossiles.

L'art néolithique saharien ajoute aux gravures les sculptures de ronde bosse et surtout de merveilleuses galeries de peintures dans l'Ahaggar (Tefedest), le Tassili-n-Ajjer, l'Akakous et jusqu'au Tibesti. L'apogée est certainement la période « bovidienne », dont les grandes fresques sont l'œuvre de populations pastorales (peut-être les ancêtres des Peuls). Ensuite viendront les chevaux attelés à des chars à deux roues, puis montés, et enfin le dromadaire.

L'art saharien, dont la valeur documentaire est immense, ne sera pleinement utilisable que lorsque sa chronologie pourra être plus finement établie, en l'associant avec l'étude des industries, de façon moins fragmentaire qu'aujourd'hui.

Conclusions

Deux sujets n'ont été abordés que brièvement dans cet exposé : l'art d'une part, la fin des temps préhistoriques d'autre part, du Néolithique à l'Age du Bronze.

A s'en tenir au Paléolithique et aux seules industries, le préhistorien affronte néanmoins d'immenses problèmes.

C'est tout d'abord celui du « berceau de l'Humanité ». En l'état actuel des connaissances, il ne fait aucun doute que c'est l'Afrique orientale (Éthiopie, Kenya, Tanzanie) qui nous a révélé les plus anciennes industries identifiables. Ce sont les immenses progrès faits dans la connaissance des techniques de taille de la pierre, grâce aux expérimentations multipliées en laboratoire, qui permettent au préhistorien d'être affirmatif à propos de telle hypothèse ou de la mettre en doute. Mais il sait qu'il ne saisira jamais le vrai commencement, en deçà des plus vieilles pierres utilisées dont il dénie à des causes naturelles d'avoir réalisé l'aménagement, si sommaire soit-il.

Le second problème est celui de l'évolution dans le temps des industries préhistoriques. Nous avons, à maintes reprises, insisté sur la continuité, l'enchaînement, la filiation, qui caractérisent l'industrie lithique depuis les galets aménagés de la « Pebble Culture » jusqu'à la fin des temps préhistoriques. On peut en déduire la continuité et l'unité de l'intelligence des artisans, que l'on désigne souvent d'un nom impropre : l'« hominisation ». Terme impropre, car il est impossible d'en fixer le point initial aussi bien que l'achèvement.

Un autre problème très controversé, et qui a récemment bénéficié de données nouvelles, est celui de l'expansion dans l'espace des industries préhistoriques. Les ressemblances indiscutables observées entre des pierres taillées par l'Homme en des points très distants du monde, ont conduit, dans le cadre étroit d'une chronologie courte, à l'inévitable hypothèse des convergences. Où qu'ils fussent, et sans aucune relation entre eux, les hommes disposant des mêmes possibilités psychiques auraient résolu de la même manière les problèmes de la vie. Cependant, une telle vision ne rendait pas compte de l'expansion de l'espèce humaine dans une hypothèse monogéniste, très généralement acceptée.

La chronologie longue à laquelle les dates radiométriques nous ont récemment conduits, a permis de renouveler le problème. Si le temps des Australopithèques a duré deux millions d'années, celui des Pithécanthropes un million, les possibilités de découverte de la Terre ne sont plus limitées que par les eaux infranchissables ou les régions glacées. La paléogéographie peut alors rendre compte du peuplement très ancien de domaines devenus insulaires, en particulier dans le Pacifique, comme du peuplement tardif du continent américain ou de Madagascar.

Ainsi, l'aventure humaine ne s'inscrit pas seulement dans l'évolution des êtres vivants, mais aussi dans les transformations considérables que la « face du monde » a connues au Quaternaire.

On ne sépare pas la préhistoire des temps préhistoriques.

BIBLIOGRAPHIE

L'évolution humaine

CHAMLA M.-C., *l'Anthropologie biologique,* P.U.F., Paris, 1971. - MacGARN S., *les Races humaines,* Vigot Frères, Paris, 1964. - GENET-VARCIN E., *A la recherche du Primate ancêtre de l'Homme,* N. Boubée, 1969. - HEIM J.-L., *les Hommes fossiles de La Ferrassie et le Problème de la définition des Néandertaliens classiques,* in *l'Anthropologie,* t. 78, 1974. - MARQUER P., *Morphologie des races humaines,* Coll. A. Colin, n° 395, Paris, 1963. - PIVETEAU J., *Traité de paléontologie,* t. VII, Masson et Cie, Paris, 1957. - VALLOIS H.-V., *Ordre des Primates,* in GRASSÉ P.P., *Traité de zoologie,* t. XVII, fasc. 11, Masson et Cie, Paris, 1955. - SCHULTZ A.H., *les Primates. La Grande Encyclopédie de la nature,* t. XVIII, Éd. Rencontre, Lausanne, 1971. - WEINER J.-S. et HEIM J.-L., *la Genèse de l'Homme. La Grande Encyclopédie de la nature,*, t. XIX, Éd. Rencontre, Lausanne, 1971.

La préhistoire

ALIMEN H., *Préhistoire de l'Afrique,* Éd. Boubée, Paris, 1955. - ALIMEN H., *Atlas de préhistoire,* Éd. Boubée, Paris, 1950. - ALIMEN H. et STEVE J., *Vorgeschichte,* Éd. Fischer, Frankfurt-am-Main, 1966. - BALOUT L., *Préhistoire de l'Afrique du Nord,* Éd. A.M.G., Paris, 1955. - BALOUT L., *l'Algérie préhistorique,* Éd. A.M.G., Paris, 1958. - BORDES Fr., *le Paléolithique dans le monde,* Hachette, Paris, 1968. - BREUIL H., *Quatre cents siècles d'art pariétal : les Cavernes ornées de l'Age du Renne,* Centre ét. et doc. préhist., Montignac, 1952. - BRÉZILLON M., *la Dénomination des objets de pierre taillée,* C.N.R.S., Gallia, Paris, 1968. - BRÉZILLON M., *Dictionnaire de la préhistoire,* Larousse, Paris, 1969. - BUTZER K.W., *Environment and Archeology,* Éd. Aldine, Chicago, 1964. - CAMPS G., *les Civilisations préhistoriques de l'Afrique du Nord et du Sahara,* Éd. Doin, Paris, 1974. - CHALINE J., *le Quaternaire,* Éd. Doin, Paris, 1972. - COMAS J., *Introducción a la prehistoria general,* Univ. Mexico, 1971. - DESMOND-CLARK J., *The Prehistory of Africa,* Thames and Hudson, Londres, 1970. - HUGOT H.J., *le Sahara avant le Désert,* Éd. Hespérides, Toulouse, 1974. - LAMING-EMPERAIRE A., *la Signification de l'art rupestre paléolithique,* Éd. A.J. Picard, Paris, 1962. - LAVOCAT R. *et alii, Faunes et flores préhistoriques,* Éd. Boubée, Paris, 1966. - LEROI-GOURHAN A., *les Religions de la préhistoire,* P.U.F., Paris, 1964. - LEROI-GOURHAN A. *et alii, La Préhistoire,* P.U.F., Paris, 1966. - LEROI-GOURHAN A., *Préhistoire de l'art occidental,* Mazenod Éd., Paris. - SCHOBINGER J., *Prehistoria de Suramerica,* Editoria Labor, Barcelone, 1969. - SONNEVILLE-BORDES D. de, *la Préhistoire moderne,* Fanlac, Périgueux, 1967. - UCKO P.J. et ROSENFELD A., *l'Art paléolithique,* Hachette, Paris, 1966. - VAUFREY R., *Préhistoire de l'Afrique,* 2 vol., Inst. Hautes Études, Tunis 1955-1969.

LEXIQUE DE BIOLOGIE

SUPPLÉMENT AUX VOLUMES VI, VII, VIII DE LA GRANDE ENCYCLOPÉDIE ALPHA DES SCIENCES ET DES TECHNIQUES

ABRÉVIATIONS

adj.	adjectif	*n.*	nom	*p. ex.*	*par exemple*
ex.	exemple	*par ext.*	par extension	syn.	synonyme

A

abaxial, e. *adj.* Se dit d'une partie d'organe dirigée du côté opposé à l'axe qui le porte. La face inférieure d'une feuille est abaxiale.

abbevillien. *n.* Période du Paléolithique inférieur caractérisée par la taille biface des galets.

abiotique. *adj.* **(milieu).** Où la vie est impossible.

aborigène. *n.* Qui est originaire du pays qu'il habite.

absorption. *n.* 1° Incorporation à leur propre substance, par les cellules d'un organisme, d'éléments du milieu externe. 2° Fixation d'une substance chimique par une autre plus abondante avec formation d'un composé nouveau : l'eau de chaux absorbe le CO_2 et il se forme du $CaCO_3$. 3° Incorporation physique d'un corps par un autre sans intervention d'un phénomène de surface : absorption d'eau par l'acide sulfurique. 4° Consommation énergétique (de la lumière, de la chaleur). Ne pas confondre avec *adsorption*.

abyssal. *adj.* **(étage).** Zone profonde du benthos où la faune se raréfie.

abysses. *n.* Grandes fosses océaniques d'une profondeur minimale de 2 000 m.

accommodat ou **morphose.** *n.* Organisme qui a subi des modifications morphologiques ou physiologiques non héréditaires sous l'influence des variations du milieu.

acénaphtène. *n.* Hydrocarbure à trois cycles condensés, les deux cycles benzéniques du naphtalène étant liés par l'intermédiaire de deux $—CH_2$:

$$C_{10}H_6\left\langle\begin{matrix}CH_2\\ |\\ CH_2\end{matrix}\right.$$

acétylcholine. *n.* Médiateur chimique libéré à l'extrémité des fibres nerveuses *parasympathiques*.

acétylcholinestérase. *n.* Enzyme provoquant la dégradation de l'*acétylcholine*.

acheuléen. *n.* Période du Paléolithique inférieur caractérisée par la fabrication d'outils grossiers appelés « coups-de-poing ».

achondroplasie. *n.* Trouble héréditaire de la croissance des cartilages de conjugaison entraînant le nanisme. La maladie est transmise par un gène autosomal dominant.

achromatique. *adj.* Se dit d'un instrument d'optique (objectif) qui ne manifeste pas l'aberration chromatique, c'est-à-dire le phénomène entraînant des halos colorés dus à ce que les radiations de diverses longueurs d'onde de la lumière blanche sont inégalement réfractées par les lentilles.

acide adénosine-triphosphorique, adénosine triphosphate ou **ATP.** Substance organique constituée d'une base purique, l'adénine, d'un sucre à cinq atomes de carbone et de trois molécules d'acide phosphorique. Elle se forme à partir d'acide adénosine diphosphorique, ou ADP (dont la composition est identique, mais avec deux molécules d'acide phosphorique seulement), lors d'une réaction endergonique qui permet d'emmagasiner l'énergie issue de la dégradation d'un métabolite et qui sera récupérée par décomposition de l'ATP en ADP et phosphate.

acide citrique. Acide tricarboxylique, abondant dans les citrons, de formule :

$$HOOC—CH_2—COH—CH_2OH—CH_2—COOH.$$

Présent dans toute cellule, où il provient de la fixation d'acétyl ($H_3C—CO—$) sur l'acide oxaloacétique.

acide désoxyribonucléique, ADN ou **DNA.** Substance organique complexe comportant des molécules de bases organiques et le même nombre de molécules d'un sucre à cinq atomes de carbone et d'acide phosphorique, liées les unes aux autres en longues chaînes. La molécule d'ADN est généralement formée de deux de ces chaînes unies de manière lâche. Présent dans les chromosomes et d'autres organites (mitochondries, plastes). Les bases sont disposées le long de la chaîne selon un ordre invariable qui sera reflété par celui des acides aminés des protéines de la cellule. Ces dernières sont responsables de toute l'édification de l'organisme (le métabolisme dépend des enzymes, qui sont des protéines). L'ADN représente l'information, le code génétique de l'organisme. L'ADN des chromosomes des gamètes assure donc la transmission de ce code d'une génération à l'autre.

acide 2-4 dichlorophénoxyacétique ou **2-4 D.** Substance synthétique à propriété d'auxine. Très utilisée comme désherbant. De formule :

$$Cl_2—C_6H_3—O—CH_2—COOH.$$

acide folique. Considérée comme une *vitamine,* cette substance est notamment un facteur de croissance extrêmement important, spécialement pour les micro-organismes.

acide gibbérellique. Facteur de la croissance végétale qui stimule les divisions cellulaires et l'élongation des cellules.

acide glucuronique. *n.* Acide uronique correspondant au glucose, dont la fonction $—CH_2OH$ (carbone 6) est remplacée par une fonction acide. Présent dans les mucopolysaccharides et les mucilages végétaux.

acide glutamique. L'acide aminé de formule

$$HOOC—CH_2—CH_2—\underset{\displaystyle NH_2}{\underset{|}{CH}}—COOH.$$

Abondant dans le cerveau. Utilisé comme stimulant nerveux et pour protéger le cerveau de l'ammoniaque dans les comas hépatiques.

acide glycolique. L'acide correspondant au glycol : $HOOC—CH_2OH$. Essentiel au métabolisme de la photorespiration des végétaux.

acide hyaluronique. Polysaccharide du tissu conjonctif dont il forme la substance fondamentale. C'est un polymère d'acide hyalobiuronique. Lié éventuellement à des protéines. La zone entourant l'ovule *(corona radiata)* est riche en acide hyaluronique, et le spermatozoïde a dans son acrosome l'enzyme (hyaluronidase) qui l'hydrolyse en acide hyalobiuronique.

acide indole-acétique. Substance azotée, à noyau indole, qui est l'une des hormones végétales essentielles. Active sur l'allongement des cellules, l'inhibition des bourgeons axillaires, etc.

acide indole-acétique oxydase ou **AIA-oxydase.** Enzyme oxydant l'acide indole-acétique et le rendant inactif.

acide iodoacétique. Acider acétique dont un, deux ou trois H sont remplacés pa de l'iode dans le radical : acides mono-, di- et triodoacétique.

acide nitrique. Acide minéral azoté, de formule HNO_3. Ses sels sont les nitrates, tel le salpêtre, à partir duquel il est facile à produire par action de l'acide sulfurique. L'acide nitrique est connu depuis le Moyen Age sous le nom d'*eau-forte*.

acides nucléiques. Voir *acides désoxyribonucléique* et *ribonucléique*.

acide oxaloacétique. Acide organique dicarboxylique de formule $HOOC—CO—CH_2—COOH$; il a de plus une fonction cétone $—CO$. Très important dans le métabolisme des glucides (dégradation du glucose, fixation du CO_2).

acide para-aminobenzoïque. Acide benzoïque ($C_6H_5—COOH$) porteur d'une fonction amine opposée à son carboxyle : $H_2N—C_6H_4—COOH$.

acide pénicilloïque. Produit de dégradation inactif de la *pénicilline* par la *pénicillinase*.

acide ribonucléique, ARN ou **RNA.** Molécule organique voisine de l'acide désoxyribonucléique, mais dans laquelle le sucre à cinq atomes de carbone est différent. Il en existe plusieurs formes, dont le

poids moléculaire est différent. Deux d'entre elles au moins sont essentielles à la synthèse des protéines : l'*ARN messager* et l'*ARN de transfert*. Le premier est formé sur le modèle de l'ADN et passe dans le cytoplasme pour s'associer aux ribosomes. C'est à son contact que seront unis les acides aminés qui constitueront une protéine déterminée. Chaque acide aminé arrive fixé à une molécule d'ARN de transfert particulière, plus petite, qui s'unit transitoirement et spécifiquement à un point donné du premier ARN et place l'acide aminé au bon endroit.

acidiphile. *adj.* Caractérise une plante qui se développe sur les sols acides.

acidophile. *adj.* Qui fixe les colorants acides. Ne pas confondre avec *acidiphile.*

acinus pancréatique. Élément structural du pancréas exocrine qui sécrète le suc pancréatique riche en enzymes digestives.

acœlomate. *adj.* **(organisme).** Métazoaire triploblastique dépourvu d'un vrai cœlome. Les Plathelminthes, les Mésozoaires, les Acanthocéphales, les Priapuliens, les Némertes, les Némathelminthes et les Rotifères sont des acœlomates.

acrosome. *n.* Pièce constitutive distale du *spermatozoïde* contenant les enzymes nécessaires à la destruction des membranes ovulaires.

actine. *n.* Protéine fibrillaire constitutive du muscle et impliquée dans sa contraction. Voir *contraction musculaire.*

actinodermatite. *n.* Irritation du derme provoquée par les rayons ultraviolets.

actinomycine. *n.* Substance antibiotique qui se fixe sur la *guanine* de l'ADN et inhibe la synthèse de l'ARN messager.

actinotriche. *n.* Rayon simple non ossifié qui soutient les nageoires des Poissons Chondrichthyens.

acuité. *n.* Degré de sensibilité des sens chez les animaux. *Ex. Acuité visuelle :* angle qui mesure le pouvoir séparateur de l'œil.

adaptation. *n.* 1° Rapport heureux entre l'organisation et le fonctionnement d'un être d'une part, et les conditions du milieu où il vit d'autre part. 2° Trait particulier de l'organisation en rapport avec ce but : p. ex. la possession de pattes palmées est une adaptation à la nage.

adaxial, e. *adj.* Se dit d'une partie d'organe dirigée du côté de l'axe qui le porte. *Ex.* La face supérieure d'une feuille est adaxiale.

adénine. *n.* Base azotée cyclique purique constitutive des *acides nucléiques.*

adénopathie. *n.* Infection bactérienne des ganglions lymphatiques situés le long du cou, sous les aisselles, au pli de l'aine, etc.

adénosine triphosphatase. Enzyme qui décompose l'*adénosine triphosphate* (ATP) en adénosine diphosphate (ADP) et phosphate. Cette réaction libère de l'énergie.

adénosine triphosphate. Voir *acide adénosine triphosphorique.*

adénovirus. *n.* Virus des tissus adénoïdes, tels que les amygdales des Vertébrés.

adénylcyclase. *n.* Enzyme déterminant la production d'AMP, ou adénosine monophosphate, cyclique (AMPc) à partir d'AMP ordinaire, qui est *cyclisé.*

adiurétine ou **hormone antidiurétique.** Hormone posthypophysaire provoquant une réabsorption de l'eau au niveau du segment distal du *néphron.*

ADN. Voir *acide désoxyribonucléique.*

ADN-polymérase. Enzyme déterminant la synthèse d'ADN sur le modèle fourni par un ADN préexistant et grâce aux nucléotides de l'ADN, dont elle permet l'union ordonnée. Elle est « ADN-dépendante ». Il en existe aussi une qui produit un ADN à l'image d'un ARN (« ARN-dépendante »).

adrénaline. *n.* Hormone sécrétée par la partie médullaire des capsules surrénales ; régularise de nombreuses fonctions.

adsorbant. *n.* Substance susceptible d'en fixer d'autres par adsorption. *Ex.* Le charbon pour les colorants.

adsorption. *n.* Fixation, par un processus physique ou chimique, d'une substance à la surface d'une autre, ou d'une structure plus complexe. Ne pas confondre avec *absorption.*

adventice. *adj.* **(plante).** Introduite accidentellement dans un endroit où elle n'est pas indigène et qui ne s'y maintient généralement pas ; sinon elle est dite *naturalisée.*

adventif. *adj.* **(organe).** Formé sur un autre organe de façon atypique. *Ex.* Un bourgeon sur une feuille, ou une racine sur la surface d'une tige et non dans son prolongement. Le phénomène peut être constant. *Ex.* Bourgeons adventifs sur les feuilles de *Bryophyllum* (Crassulacées) ; racines adventives sur d'innombrables tiges.

aérobie. *adj.* 1° Qui ne peut vivre qu'en présence d'oxygène. 2° Qui se déroule en présence d'oxygène (réaction métabolique).

agammaglobulinémie. *n.* Affection dans laquelle le sujet, toujours un garçon, ne présente presque pas de γ-globulines dans le plasma sanguin. Il en résulte une grande sensibilité aux infections.

âge radiométrique. Age absolu d'une formation en nombre d'années (milliers ou millions), déterminé par la méthode des isotopes radio-actifs. *Ex.* Datation au C_{14} (Carbone 14).

agglutinine. *n.* Substance du sérum capable d'agglutiner les globules rouges porteurs de l'*agglutinogène* correspondant. De ce fait, une agglutinine donnée ne doit être associée à l'agglutinogène correspondant au cours d'une transfusion sanguine.

agglutinogène. *n.* Portée par les globules rouges, cette substance du sang est condensée par l'agglutinine correspondante. Ces deux corps ne doivent donc pas être en présence l'un de l'autre lors d'une transfusion sanguine.

aire minimale. Territoire sur lequel on rencontre la totalité des espèces d'une *communauté.* Il est déterminé par la courbe aire-espèces.

aire préfrontale. Aire de projection cérébrale de la motricité volontaire localisée à la circonvolution frontale ascendante.

aire somato-sensitive. Aire de projection cérébrale de la sensibilité générale localisée à la circonvolution pariétale ascendante.

alanine. *n.* Acide aminé de formule :

$$\begin{array}{c} H_3C{-}CH{-}COOH. \\ | \\ NH_2 \end{array}$$

Très abondant dans les protéines. Fournit son groupe $-NH_2$ à des acides cétoniques (l'acide α-cétoglutarique notamment) et devient de l'acide pyruvique $H_3C{-}CO{-}COOH$ à partir duquel peuvent être synthétisés des glucides et des lipides.

albinisme. *n.* Anomalie correspondant à une dépigmentation de la peau qui se rencontre chez de nombreux Mammifères, par exemple chez le lapin, l'ouistiti, l'homme...

albuginée. *n.* Paroi interne du testicule des Vertébrés, d'origine mésenchymateuse, contenant les vaisseaux sanguins de la glande.

albumen. *n.* 1° Chez les végétaux, tissu formé à partir d'une cellule issue de la fécondation de la cellule centrale à deux noyaux du sac embryonnaire et par conséquent triploïde. Subsiste ou non dans la graine mûre, qui est albuminée ou non. On distingue trois types d'albumen : a) l'*albumen nucléaire,* dans lequel les premières divisions du noyau triploïde se font sans qu'il y ait formation de cellules ; b) l'*albumen cellulaire,* dans lequel il y a formation immédiate de cellules et pas de stade à noyaux libres ; c) l'*albumen hélobial,* dans lequel il y a division en deux cellules dont l'une seulement subit par la suite des divisions selon le mode nucléaire. 2° Blanc de l'œuf des Oiseaux sécrété par le segment antérieur de l'oviducte.

albumine. *n.* Protéine sanguine, soluble dans l'eau pure, qui sert à la régulation osmotique du sang et peut se lier réversiblement à de nombreuses substances (rôle de transporteur).

alcaloïdes. *n.* Substances organiques, souvent complexes, azotées, de structure variable, de réaction alcaline. Présentent des réactions caractéristiques ; par exemple, ils forment un précipité brun avec la solution iodo-iodurée et des précipités orangés ou rouges avec l'iodobismuthite de potassium, ou réactif de Dragendorff.

aldéhyde glycérique ou **glycéraldéhyde.** Aldéhyde de l'acide glycérique :

$$\begin{array}{l} COH \\ | \\ CHOH \\ | \\ CH_2OH. \end{array}$$

C'est l'un des deux sucres à 3 atomes de carbone, ou trioses. Il intervient dans la synthèse des autres oses lors de la photosynthèse ainsi que dans leur dégradation respiratoire.

aldéhyde glycolique. Le mono-aldéhyde correspondant au glycol

$$\begin{array}{l} COH \\ | \\ CH_2OH. \end{array}$$

C'est le plus simple des sucres, ou oses. Il est cristallisé.

aldose. *n.* Ose dont la molécule possède une fonction aldéhyde ($-CHO$), quoique celle-ci soit engagée dans une liaison semi-acétal qui donne lieu à la formation d'un cycle pyrannique ou furannique. L'aldose est néanmoins réducteur grâce à cette fonction aldéhyde.

aldostérone. *n.* Hormone, sécrétée par la glande cortico-surrénale, qui stimule la réabsorption active du sodium par le rein au niveau du segment large de l'anse de Henlé.

alécithe. *adj.* Se dit d'un œuf sans vitellus, que l'on rencontre chez les animaux vivipares comme les Mammifères.

aleurone (grain d'). Vacuole déshydratée de nombreuses graines. Riche en protéines présentes sous forme d'une matrice et éventuellement d'un ou plusieurs cristalloïdes, ainsi qu'en acide phytique (constituant les globoïdes de l'aleurone de ricin). Redeviennent des vacuoles à contenu liquide lors de la germination, puis confluent les uns avec les autres.

alevin. *n.* Embryon de Poisson.

alexine. *n.* Substance produite par un organisme pour lutter contre des germes pathogènes qui l'ont envahi.

aliphatique. *adj.* **(substance organique).** Dont le squelette carboné forme une chaîne et non un cycle.

alkylant. *adj.* Qui introduit dans les molécules biologiques des radicaux organiques liés aux fonctions $-COOH$, $-NH_2$, $-SH$, etc., et, par l'établissement de liaisons anormales et de ruptures de ces molécules, nuit à leur fonctionnement. Le prototype en est l'*ypérite.*

allanto-chorion. Membrane vascularisée de l'embryon des Vertébrés amniotes résultant de la fusion du *sac allantoïdien* avec le *chorion.* Cet organe intervient dans les échanges respiratoires, dans l'absorption des réserves et dans l'accumulation des déchets du métabolisme.

allantoïde. *n.* Paroi endomésodermique du sac allantoïdien de l'embryon des Vertébrés amniotes.

alliance. *n.* Terme de phytosociologie, qui rassemble plusieurs associations végétales.

allogamie. *n.* Croisement entre plantes différentes maintenant un *état hétérozygote.*

allogreffe. *n.* Greffe effectuée entre deux individus d'une même espèce.

allopatrique. *adj.* 1° Qualifie deux espèces, dont les aires de répartition ne se recouvrent pas. 2° Qualifie une population occupant des zones différentes, sans quoi il n'y a pas *spéciation*.

alpha (α). La *forme* α de la molécule des oses est celle dans laquelle le groupement —OH, situé sur le C adjacent à l'O, supposé en arrière, est situé *au-dessous* du plan du cycle pyrannique ou furannique. La *forme* β correspond à sa position *au-dessus*. Une isomérie comparable existe pour d'autres molécules des plantes (stéroïdes).

alphaglobulines. *n.* Protéines du plasma sanguin, insolubles dans l'eau, et dont les rôles sont extrêmement divers (transport de graisses, inhibiteur, précurseur de substances coagulantes, etc.).

α-mannosidase. *n.* Enzyme détachant le mannose α des liaisons glucosidiques où il est engagé.

alpin. *adj.* **(étage).** Situé au-dessus de la zone des forêts. On y rencontre des végétaux herbacés et des arbrisseaux.

alvéole pulmonaire. Petite cavité intrapulmonaire tapissée d'un épithélium plat et vascularisé au travers duquel s'effectuent, chez les Vertébrés terrestres (les Oiseaux exceptés), les échanges respiratoires entre l'air et le sang.

alvéolisation. *n.* Processus de différenciation des *alvéoles pulmonaires* chez les Vertébrés terrestres conduisant à la réalisation d'une grande surface d'échanges entre l'air et le sang.

amine. *n.* Corps correspondant à la substitution d'un ou deux des trois atomes d'H de l'ammoniac NH_3 par un radical hydrocarboné : en principe, le C lié à l'N ne doit pas être porteur d'O.

aminopeptidase. *n.* Enzyme qui libère le groupement aminé (—NH_2) de l'acide aminé terminal d'un peptide.

amitose. *n.* Division du noyau sans individualisation et clivage des chromosomes.

ammonification. *n.* Ensemble des réactions biochimiques produites par un bioréducteur et qui transforment l'azote du radical NH_2 en ion NH_4.

ammonium quaternaire. Composé organique où un atome d'azote est lié à 5 groupements univalents. Dit parfois aussi *amine quaternaire*. Il s'agit en somme de dérivés de sels d'ammonium R—NH_4 avec substitution des 4 H du groupe ammonium.

amniogenèse. *n.* Formation de l'amnios qui s'effectue chez les Mammifères selon deux modalités essentielles : 1° par *plissement* chez les Ruminants et les Carnivores par exemple ; 2° par *cavitation* ou creusement chez les Insectivores, les Chiroptères et les Primates.

amnios. *n.* Enveloppe interne, d'origine ecto-mésodermique, protégeant l'embryon chez les Insectes et les Vertébrés amniotes.

amniote. *adj.* Qualifie les Vertébrés dont le développement embryonnaire s'effectue à l'intérieur d'une poche appelée *amnios* (Reptiles, Oiseaux et Mammifères).

amœbocyte. *n.* Cellule de l'hémolymphe des Invertébrés apte à des mouvements amiboïdes. Parfois aussi syn. d'*histiocyte*.

amorphe. *adj.* Qui ne présente pas de structure cristalline.

AMP cyclique ou **AMPc.** Adénosine monophosphate dans lequel un cycle est formé par l'acide phosphorique (—PO_3H_2) lié aux deux atomes de carbone 2 et 3 du ribose.

amphiarthrose. *n.* Type de syndesmose réalisé entre les vertèbres.

amphimixie. *n.* Union des noyaux haploïdes mâle et femelle s'effectuant au cours de la fécondation.

amphipériodique. *adj.* **(végétal).** Qui fleurit sous des régimes photopériodiques à jours ni trop longs ni trop courts. Syn. de *sténophotopériodique*.

amphipolaire. *adj.* Qui présente deux pôles de propriétés différentes, notamment un ayant de l'affinité pour l'eau, l'autre la repoussant. Se dit d'une molécule organique et, par extension, du corps correspondant.

amphotère. *adj.* Qui présente à la fois des fonctions acide et basique.

amplification génique. Répétition d'une séquence donnée de bases de l'ADN. Cette séquence forme un gène qui se trouve donc présent en nombreux exemplaires consécutifs.

amygdale palatine paire. Chez les Mammifères, aire muqueuse chargée de lymphocytes et de nodules lymphoïdes et située dans la cavité buccale entre l'insertion de la langue et celle du voile du palais.

amyloglucosidase. *n.* Enzyme qui hydrolyse l'amidon en glucose.

amylopectine. *n.* Substance dont la molécule est formée d'une chaîne de molécules de glucose α portant des rameaux constitués comme elle et liés au carbone 6 de certains de ses éléments. Forme avec l'amylose les amidons et glycogènes.

amyloplaste. *n.* Plaste qui accumule de l'amidon et se réduit finalement à un grain d'amidon.

amylose. *n.* En biochimie, substance dont la molécule est une chaîne non ramifiée de molécules de glucose α. Constitue avec l'amylopectine l'amidon et le glycogène.

anabiose. *n.* État de suspension de la vie par la sécheresse ou les très basses températures. L'organisation est conservée, et la vie active peut reprendre lorsque les conditions sont meilleures.

anachromase. *n.* Augmentation progressive de la colorabilité des chromosomes lors de leur individualisation.

anaérobie. *adj.* 1° Qui peut vivre sans oxygène. Une forme anaérobie peut l'être de façon facultative ou « stricte » ; dans ce dernier cas, l'oxygène est toxique pour elle. 2° Qui se produit sans oxygène (réaction du métabolisme).

anamniote. *adj.* Qualifie les Vertébrés dont l'embryon ne possède pas d'*amnios* (Agnathes, Poissons et Amphibiens).

anaphase. *n.* Troisième phase de la mitose au cours de laquelle les chromatides de chaque chromosome se séparent et glissent sur les fibres du fuseau de division pour se grouper autour de chaque pôle.

anaplasique. *adj.* Caractérise les cellules tumorales qui présentent des anomalies nucléaires et chromosomiques.

anatomie. *n.* Étude de la disposition des organes d'un être vivant. S'applique chez les animaux aux organes internes, la description des formes externes étant la *morphologie*. Chez les végétaux supérieurs, se confond avec l'*histologie*.

anatomie comparée. Étude comparative de l'organisation des êtres qui a pour fonction de déterminer lesquelles de leurs parties sont homologues entre elles.

anatrope. *adj.* **(ovule).** Chez les végétaux, ovule pendant le long de son funicule et uni à lui en un raphé. Le micropyle se trouve donc non loin du hile, point d'insertion apparent du funicule.

anémie falciforme ou **drépanocytose.** Maladie hémolytique héréditaire de l'homme due à la synthèse d'une hémoglobine anormale S donnant aux hématies une forme caractéristique en faucille.

anémophilie ou **anémogamie.** *n.* Pollinisation avec transport du pollen par le vent.

aneuploïde. *adj.* Qui comporte un ou quelques chromosomes surnuméraires par rapport aux autres individus de la même espèce, ou à des espèces voisines.

angioblastème. *n.* Amas de cellules mésenchymateuses, situées entre la splanchnopleure, dont elles proviennent, et l'entoblaste, et qui sont à l'origine des premiers vaisseaux et des premiers globules sanguins chez l'embryon des Vertébrés.

angström. *n.* Unité de longueur (abrégée A) représentant la dix-millième partie du micromètre (micron). Actuellement, pour mesurer des dimensions de cet ordre, on a recours au *nanomètre (nm)*, ou millième de micromètre (millimicron).

animalcule. *n.* Littéralement, petit animal, visible seulement au microscope. Le terme s'appliquait jadis à toutes les formes vivantes microscopiques mobiles, uni- ou pluricellulaires, en particulier aux spermatozoïdes *(animalcules spermatiques)*.

animalculiste. *n.* Partisan de la doctrine de l'*animalculisme*, qui considérait que les êtres vivants se formaient par grandissement d'un germe contenu dans le spermatozoïde, ou animalcule spermatique, du mâle. *Adj.* Concernant cette doctrine.

anion. *n.* Ion chargé négativement, et se rendant donc à l'anode (pôle positif).

anisocytique. *adj.* **(stomate).** Accompagné de trois cellules annexes de tailles différentes.

anisogame ou **anisogamique.** *adj.* Voir *hétérogame*.

annélides. *n.* Embranchement animal constitué par les Vers *métamérisés* dont la segmentation de l'œuf est *spirale* et la larve du type *trochophore*. Suivant l'importance des soies qu'ils portent sur le corps, on distingue les *Polychètes*, les *Oligochètes* et les *Hirudinés*.

annexes embryonnaires. Organes temporaires de l'embryon nécessaires à son développement : vésicule vitelline, séreuse, amnios, allantoïde et placenta.

anomalie triplo X. Anomalie des chromosomes sexuels chez la femme : le sujet atteint possède trois chromosomes X et présente des malformations diverses, des troubles gynécologiques ainsi que des signes de débilité mentale.

anomocytique. *adj.* **(stomate).** Non accompagné de cellules annexes.

anophtalmie. *n.* Absence d'yeux.

anoures. *n.* Ordre d'Amphibiens dont les représentants, à l'état adulte, n'ont pas de queue. Leurs larves sont des têtards qui subissent une métamorphose avant d'atteindre le stade adulte. *Ex.* La grenouille.

anse de Henlé. Segment grêle, incurvé, intercalé entre le segment proximal et le segment distal du *néphron* des Mammifères.

antagonisme. *n.* Effet d'une substance qui s'oppose au moins partiellement à l'effet d'une autre lorsqu'elles agissent ensemble.

antécambrien ou **précambrien.** *n.* Première période géologique de l'histoire de la Terre, évaluée à 4 milliards d'années. Les fossiles qui la caractérisent sont essentiellement des Bactéries, des Algues bleues, des Cnidaires et des Polychètes.

anthère. *n.* Partie terminale de l'étamine, où se forment les grains de pollen. Comprend généralement quatre sacs polliniques, qui s'ouvrent par deux fentes, après avoir conflué en deux loges.

anthéridie. *n.* Organe où sont élaborées les cellules mâles des Cormophytes lorsque le gamétophyte est suffisamment différencié (Mousses, Fougères). Le grain de pollen est un gamétophyte formant une seule anthéridie, l'ensemble étant très simplifié. Ce terme est parfois utilisé pour désigner les spermatocystes des Thallophytes.

anthérozoïde. *n.* Chez les végétaux, cellule sexuelle mâle. On dit aussi spermatozoïde, par analogie avec les animaux.

anthocyanes. *n.* Substances non azotées responsables des couleurs bleues, violettes ou rouges de beaucoup de fleurs. Les anthocyanes sont présentes principalement à l'état d'hétérosides.

anthropocentrisme. *n.* Philosophie qui considère l'homme comme le centre de l'univers.

anthropogenèse. *n.* Ensemble des processus de tous ordres qui ont participé à la formation du genre *Homo.*

anthropologie. *n.* Science qui étudie le genre humain.

antibiose. *n.* Destruction d'un organisme vivant par l'action d'*antibiotiques* ou composés chimiques élaborés par des micro-organismes.

antibiotique. *n.* Substance qui empêche la croissance et le développement d'un organisme vivant.

anticorps. *n.* Molécule protéique produite en réaction à l'introduction d'un antigène et susceptible d'immobiliser ce dernier et éventuellement de le détruire.

antifolique. *adj.* Qui empêche l'intervention normale de l'acide folique, dont il est analogue, et nuit donc à la synthèse des purines, de la thymidine, etc.; bloque donc la synthèse des acides nucléiques. *N.* Un antifolique.

antigène. *n.* Substance à grosse molécule susceptible de déterminer chez un hôte vertébré la formation de molécules protéiques (anticorps) qui se fixent à elle et éventuellement la détruisent.

antimétabolite. *n.* Substance inutilisable par le métabolisme, mais ressemblant à l'une de celles qu'il utilise. Absorbée à sa place, et incorporée d'abord comme le produit normal, elle ne peut subir les autres réactions métaboliques, qui se trouvent ainsi bloquées.

antimitotique. *adj.* Qui empêche le déroulement de la mitose et, par voie de conséquence, la prolifération des tumeurs ou autres cellules néoplasiques; c'est pourquoi on utilise, en thérapeutique, des substances antimitotiques.

antiparallèle. *adj.* Deux structures linéaires identiques et polarisées sont antiparallèles si leurs directions sont parallèles, alors que l'ordre de leurs éléments constitutifs est inverse.

antipodes. *n.* Cellules (haploïdes), au nombre de trois, situées à l'extrémité du sac embryonnaire opposée à l'oosphère; se multiplient parfois intensément.

antiseptique. *n.* Substance détruisant les germes pathogènes ou empêchant leur prolifération. *Adj.* Qui a les propriétés d'un antiseptique.

antrum. *n.* Cavité du *follicule de de Graaf.*

apex. *n.* Pointe d'un organe, en particulier de la tige et de la racine. Contient des cellules se divisant activement.

aplasie. *n.* Absence de division cellulaire.

apneumone. *adj.* Qualifie certains Amphibiens dépourvus de poumons par suite d'une régression de la respiration pulmonaire. *Ex.* Les Pléthodontidés.

apoendémique. *adj.* D'aire restreinte, donc endémique, parce qu'il est apparu dans cette portion exiguë de l'aire plus vaste d'un taxon dont il dérive. *N.* Un apoendémique.

apoenzyme. *n.* Enzyme fonctionnant en présence d'une coenzyme.

apomixie. *n.* Parthénogenèse.

appareil gubernaculaire ou **gubernaculum testis.** Appareil ligamentaire inséré sur les testicules de nombreux Mammifères; sa contraction provoquerait la descente de ces glandes.

appareil hyoïdien. Chez les Vertébrés tétrapodes, ensemble des arcs hyoïdiens et branchiaux atrophiés qui soutient la langue et constitue le larynx.

apprentissage. *n.* Méthodes qui permettent d'établir des relations entre des stimuli et leurs réponses, facilitant ainsi l'adaptation de l'animal à son milieu.

aquixylème. *n.* Syn. de *tissu de transfusion.*

arachnoïde. *n.* Méninge moyenne, en forme de réseau conjonctif, située entre la *dure-mère* et la *pie-mère*, entourant le névraxe des Vertébrés.

arboricole. *adj.* Qualifie un animal vivant dans les arbres. *Ex.* Certains singes.

arboricolisme. *n.* Mode de vie des Primates qui vivent dans les arbres; leur appareil locomoteur est adapté à ce milieu de vie.

arbovirus. *n.* Virus pathogène transmis par des Arthropodes tels les moustiques, les tiques, les puces, etc.

archanthropienne. *adj.* Qualifie les premières formes humaines (Pithécanthrope, Sinanthrope, Homme de Heidelberg) qui sont apparues vers — 1 million d'années.

archégone. *n.* Organe reproducteur femelle des Cormophytes. Renferme l'oosphère, qui, après fécondation, deviendra l'œuf. Chez les Angiospermes, les archégones sont indistincts, l'oosphère étant présente dans un sac embryonnaire, qui comporte aussi, en général, six autres cellules, dont la centrale est binucléée.

archentéron. *n.* Cavité digestive primitive (limitée par le feuillet interne, ou endoblaste) qui se forme, lors de la gastrulation, par invagination de la *blastula,* au cours du développement embryonnaire d'un œuf de Métazoaire (type oursin).

archéologie. *n.* Partie de l'histoire ancienne dont les vestiges, écrits et non écrits, de civilisations disparues forment le matériau.

archétype. *n.* Modèle originel qui sert à façonner des formes plus élaborées.

archicérébellum. *n.* Parties latérales constitutives du *cervelet* des Vertébrés en relation avec les organes stato-acoustiques.

archipallium. *n.* Zone médio-dorsale du *télencéphale* des Mammifères ayant une fonction olfactive et en relation avec le *thalamus.*

arcocentre. *n.* Partie de l'autocentre du corps vertébral formée à partir des bases des arcs neuraux et hémaux.

ARNm ou **ARN messager.** Voir *acide ribonucléique.*

ARNt ou **ARN de transfert.** Voir *acide ribonucléique.*

aréole. *n.* En général, espace arrondi ou cavité délimités par des protubérances. *Ex.* Des nervures délimitent des aréoles sur un limbe de feuille. Surtout employé à propos des ponctuations aréolées des trachéides et vaisseaux.

aréolé. *adj.* 1° Qui a la forme d'une aréole. 2° Qui constitue des aréoles. *Ex.* Nervation aréolée.

arginine. *n.* Acide aminé qui joue un rôle important dans la constitution de l'*hémoglobine.*

aristogenèse. *n.* Conçue par le paléontologiste Osborn, théorie selon laquelle l'évolution se fait par l'apparition de caractères nouveaux survenant accidentellement et la modification progressive des caractères préexistants.

aromatique. *adj.* **(substance organique).** Dont les molécules ont un squelette carboné formant un ou plusieurs cycles.

arrhénotoque. *adj.* Qualifie la parthénogenèse ne produisant que des mâles : la reine des abeilles donne ainsi naissance aux faux bourdons lorsque l'ovule n'est pas fécondé.

artefact. *n.* Structure apparaissant du fait des traitements subis par une préparation biologique pour son étude, et qui n'existe donc pas à l'état vivant.

artère. *n.* Vaisseau à paroi musculo-élastique épaisse qui conduit le sang du cœur vers les organes.

artère arciforme. Ramification de l'artère rénale des Mammifères adoptant un trajet arqué à la limite des zones corticale et médullaire de l'organe.

artères interlobulaires. Ramifications radiaires intracorticales de l'*artère arciforme* du rein des Mammifères.

arthropodes. *n.* Le plus important embranchement du règne animal. Ses représentants sont des Métazoaires métamérisés dont le corps, enveloppé d'une cuticule épaisse, est constitué de segments articulés. On distingue : les Arachnides, les Crustacés, les Insectes, les Myriapodes, etc.

article. *n.* 1° Segment ou élément d'une structure métamérisée (où une même formation élémentaire se répète successivement). *Ex.* Les entre-nœuds sont des articles de la tige. 2° Élément cytoplasmique tubulaire plurinucléé. Chez certaines Algues et chez de nombreux Champignons, la succession des articles forme un filament.

art pariétal. Ensemble des peintures et des gravures exécutées sur les parois de certaines grottes par les Hommes de la préhistoire.

arylsulfatase. *n.* Enzyme détachant les radicaux sulfate fixés à un noyau benzénique.

asepsie. *n.* Ensemble de méthodes physiques et chimiques qui permettent de protéger un organisme contre tout apport microbien.

asparaginase. *n.* Enzyme qui hydrolyse l'*asparagine* en acide aspartique.

asparagine. *n.* Amide dont l'hydrolyse libère l'acide aspartique, aminoacide important du cycle de l'urée.

asphyxie. *n.* État pathologique résultant de l'absence d'oxygène, soit pour l'organisme entier, soit pour une de ses parties mal irriguée par le système circulatoire.

asque. *n.* Sporocyste des Champignons Ascomycètes : une cellule mère forme, en général, huit spores situées les unes au-dessus des autres, et qui restent encloses dans sa paroi, ou asque. Ces spores sont formées avec réduction chromatique, après fusion (caryogamie) des deux noyaux du dicaryon que contenait initialement la cellule mère.

assise génératrice. Tissu méristématique formant un manchon autour du bois ou dans l'écorce. Se divise en produisant soit vers l'intérieur du nouveau bois et vers l'extérieur du liber, soit vers l'intérieur de l'écorce secondaire et vers l'extérieur du liège. Chez quelques Monocotylédones, une assise externe produit un parenchyme, dans lequel se différencient des faisceaux libéro-ligneux.

assise mécanique. Ensemble de cellules formant une couche, à paroi squelettique lignifiée d'une manière particulière. Les variations de l'humidité de l'air entraînent des mouvements de ces cellules, qui déforment et déchirent la paroi de l'organe auquel elles appartiennent, occasionnant ainsi la dispersion de son contenu. Se rencontre dans les anthères des étamines ou les sporanges des Ptéridophytes.

associationnisme. *n.* Théorie de la psychologie qui soutient qu'une forme demeure quand ses éléments changent de nature dans la mesure où ce serait l'activité de l'esprit qui combinerait les éléments en un tout.

association végétale. Groupement de plantes vivant le plus souvent ensemble, et, suivant les cas, plus ou moins strictement limitées à une association donnée. Les associations végétales s'expliquent par les exigences écologiques des plantes qui les constituent et leurs rapports avec les conditions du milieu où se trouve l'association.

aster. *n.* Formation de microtubules disposés de façon rayonnante autour des centrosomes des cellules; manifeste en particulier dans les œufs.

astragale. *n.* Os de la cheville qui s'articule en haut avec les os de la jambe, en bas avec le calcanéum, en avant avec le scaphoïde.

atavisme. *n.* Réapparition d'un caractère ancestral qui ne s'était pas manifesté durant plusieurs générations.

atérien. *adj.* Qualifie la civilisation préhistorique africaine du Paléolithique inférieur qui correspond à la civilisation *moustérienne* européenne.

atoll. *n.* Ile en forme d'anneau constituée par des récifs coralliens entourant un lagon central.

atomisme. *n.* Doctrine suivant laquelle la matière est constituée d'atomes ne pouvant être divisés. Par extension, doctrine pour laquelle une structure est formée de structures plus simples conservant les propriétés essentielles de l'ensemble mais les perdant si on les fragmente; la cellule peut être ainsi considérée comme un « atome » de l'organisme vivant : isolée, elle demeure vivante.

ATP. Voir *acide adénosine-triphosphorique.*

atrium. *n.* 1° Cavité du cœur des Vertébrés qui reçoit le sang collecté par le sinus veineux et l'envoie dans le ventricule. 2° Renflement antérieur de la cavité nasale situé entre la narine et la cavité olfactive chez les Reptiles Sauriens (lézards). 3° *Atrium génital.* Carrefour où débouchent les voies génitales mâles et femelles chez les espèces hermaphrodites.

australoïde. *adj.* Qualifie les deux races humaines des Veddas de Ceylan et des Australiens d'Australie.

australopithèques. *n.* Primates apparus il y a 3,5 millions d'années environ, et dont les restes ont été découverts en Afrique du Sud. Annoncent l'évolution qui conduira à l'Homme.

autocatalyse. *n.* Augmentation de la vitesse d'une réaction chimique par un produit qui apparait grâce à la réaction elle-même.

autocentre. *n.* Région du corps vertébral extérieure à la gaine cordale qui s'ossifie directement à partir du mésenchyme.

autoclave. *n.* Instrument clos dans lequel on fait chauffer de l'eau qui se vaporise en partie : la température de la vapeur d'eau peut s'élever au-dessus de 100 °C parce que sa pression devient supérieure à la pression atmosphérique. Une « cocotte-minute » est un petit autoclave.

auto-écologie. *n.* Branche de l'écologie portant sur l'étude d'une espèce animale ou végétale et des relations qu'elle entretient avec son biotope.

autogamie. *n.* 1° Fécondation qui se produit entre des gamètes formés dans un même gamétocyste. 2° Fécondation du pistil par le pollen de la même fleur.

autolyse. *n.* Destruction d'une cellule par ses propres enzymes.

autophagie. *n.* Digestion par une cellule de parties d'elle-même, dans des vacuoles spéciales, ce qui contribue notamment à sa dédifférenciation. C'est un aspect cytologique de l'autolyse.

autopode. *n.* Segment terminal du membre chiridien des Vertébrés tétrapodes : chez l'homme, l'autopode correspond à la main au membre antérieur, et au pied au membre postérieur.

autosome. *n.* Chromosome ordinaire, présent sous la même forme dans les deux sexes d'une espèce.

autostylique. *adj.* Qualifie l'articulation de la mâchoire des Vertébrés tétrapodes chez lesquels le ptérygo-carré articulé ou soudé au neurocrâne reste indépendant de l'arc hyoïde.

auxine. *n.* Substance produite par les plantes et déterminant leur propre croissance. L'auxine proprement dite est l'acide ß-indole-acétique.

aviaire ou **avien.** *adj.* Qui a rapport aux Oiseaux.

avifaune. *n.* Faune constituée par les Oiseaux.

avitaminose. *n.* Maladie provoquée par la carence en une vitamine, qui peut être due à son absence dans l'alimentation ou à sa non-utilisation par l'organisme du fait d'un autre trouble.

axe. *n.* Structure allongée, dont la section présente, en principe, une symétrie radiale, et s'accroissant soit par le sommet, soit par divers points intercalaires. Chez les Cormophytes, syn. de *tige.*

axe épicotylé. Toute la portion de la tige située au-dessus du ou des cotylédons.

axe floral. Axe portant les pièces de la fleur. C'est simplement le prolongement du pédoncule floral.

axe hypocotylé ou **hypocotyle.** Portion de la plantule située entre la jeune racine (radicule) et le ou les cotylédons, qui sont les premières feuilles. L'axe hypocotylé ressemble à une tige, mais sa structure rappelle celle de la racine.

axillaire. *adj.* Situé dans une aisselle. Se dit surtout du bourgeon axillaire de la feuille.

axodendritique. *adj.* **(synapse).** Qualifie la jonction s'effectuant entre l'axone d'un neurone et les dendrites d'une autre cellule nerveuse.

axosomatique. *adj.* **(synapse).** Qualifie la jonction s'effectuant entre l'axone d'un neurone et le corps cellulaire d'une autre cellule nerveuse.

azoïque. *adj.* Qui possède un ou plusieurs groupements diazo : —N = N—. C'est le cas de colorants très importants (hélianthine, chrysoïdine, rouge Congo, Soudan III, etc.).

B

bactéricide. *n.* ou *adj.* Substance qui tue les Bactéries. *Ex.* La pénicilline.

bactériologie. *n.* Étude des Bactéries et de leurs effets pathogènes ou écologiques.

bactériophage ou **phage.** *n.* Virus se comportant en parasite de Bactéries.

bactériostatique. *n.* ou *adj.* Substance qui arrête le développement d'une population de Bactéries.

baie. *n.* Fruit à mésocarpe charnu, à épicarpe et endocarpe membraneux, et pouvant contenir une ou plusieurs graines.

balance ionique. Équilibre entre les différents ions d'une solution : les concentrations de ceux-ci doivent être présents dans des rapports déterminés pour que la vie d'un tissu ou de certaines cellules y soit optimale ou possible. *Équilibre ionique* est préférable.

bambuseraie. *n.* Peuplement de bambous.

barrière. *n.* Obstacle quelconque, géographique, écologique ou génétique, s'opposant à la dissémination des espèces.

bartholinite. *n.* Infection bactérienne (généralement par un gonocoque) des glandes de Bartholin situées de part et d'autre du vagin et dont la sécrétion s'écoule par des orifices qui s'ouvrent à la face interne des petites lèvres.

basicité. *n.* Propriété d'un corps à réaction basique, c'est-à-dire libérant des ions OH^-.

baside. *n.* Sporocyste de certains Champignons, formant, après réduction chromatique, quatre spores ou basidiospores situées à l'extrémité de petits pédoncules, ou stérigmates. La formation des spores est exogène, mais ces dernières n'en sont pas moins des sortes de hernies du sporocyste.

basifixe. *adj.* **(anthère).** Fixée par sa base au filet de l'étamine.

basipode. *n.* Région basale de l'autopode correspondant au poignet et à la cheville.

basophile. *adj.* Qualifie les tissus qui retiennent électivement les colorants basiques tels que l'hématoxyline.

bassin euxinique. Mer fermée, pauvre en oxygène et riche en résidus sulfureux, dans laquelle la vie est rendue difficile, voire impossible. *Ex.* La mer Noire.

bassin paralique. Lagune (bassin côtier) tantôt émergée, avec développement des végétaux, tantôt inondée, d'où le dépérissement de ceux-ci. Ceci entraîne des accumulations successives de matière organique. Un tel processus a contribué à former les couches de houille.

bathyal. *adj.* **(étage).** Zone superficielle du benthos où la faune reste encore riche.

behaviorisme. *n.* Théorie de la psychologie qui se donne pour objet l'analyse expérimentale des acquisitions individuelles, rendues possibles par les changements de fréquence des actes de l'animal.

benthique. *adj.* Qui concerne le benthos.

benthos. *n.* Ensemble des êtres marins qui vivent au contact du fond, souvent même fixés à lui.

benzopyrène. *n.* Composé chimique ayant un pouvoir cancérigène et provenant d'une combustion incomplète des hydrocarbures.

berceau. *n.* Centre d'origine d'une espèce, à partir duquel elle s'est disséminée.

ß-galactosidase. *n.* Enzyme détachant le ß galactose d'une molécule qui le renferme, comme le lactose (glucose-galactose).

ß-glucuronidase. *n.* Enzyme détachant l'acide ß-glucuronique des liaisons osidiques où il est engagé. Abondante dans l'hépatopancréas d'escargot.

ß-oxydation. Oxydation des acides gras saturés dans laquelle les atomes de carbone sont détachés par paire, en plusieurs étapes, à partir de la fonction acide liée à la coenzyme A. Le couple séparé se trouve donc lié à cette CoA, tandis que le carbone où s'est effectuée la coupure devient une nouvelle fonction acide, qui se lie à une autre molécule de CoA et est susceptible d'être emportée de la même manière avec le carbone qui la précède.

bicaténaire. *adj.* Qualifie les acides nucléiques viraux (ADN ou ARN) lorsqu'ils forment une spirale double.

biceps. *n.* Muscle fléchisseur ventral du bras qui relie le coracoïde et la partie proximale du radius.

bichromate de potassium. Sel orangé de formule $K_2Cr_2O_7$. Utilisé comme fixateur des mitochondries en microscopie optique.

bicollatéral. *adj.* Qui possède du liber tant à l'extérieur qu'à l'intérieur du bois, comme les faisceaux libéro-ligneux des tiges des Cucurbitacées.

biface. *adj.* Qualifie un *galet aménagé* taillé selon deux axes.

bifacial. *adj.* Qui présente deux faces distinctes, dorsale et ventrale. Se dit d'un appendice (phyllome) de plante vasculaire ou d'une de ses portions.

bifactoriel. *adj.* Caractérise un croisement où deux couples d'allèles sont en ségrégation.

bifonctionnel. *adj.* Qui présente deux fonctions chimiques.

bile. *n.* Substance sécrétée par le foie, contenant des sels des acides biliaires qui, en abaissant la tension superficielle (tensio-actifs), émulsionnent les graisses et activent les lipases.

biliverdine. *n.* Pigment biliaire provenant de la décomposition de l'*hémoglobine* du sang.

biocénomètre. *n.* Appareil destiné à évaluer un peuplement animal. Il se présente sous la forme d'une cage sans fond placée sur le sol qui permet d'emprisonner la faune qu'elle recouvre.

biocénose. *n.* Communauté des êtres vivants, végétaux et animaux, peuplant le même *biotope* et unis entre eux par des relations nutritives et compétitives.

biocénotique. *n.* Étude des communautés d'êtres vivants du point de vue de leur description, leur genèse, leur évolution et des rapports écologiques de leurs membres entre eux et avec leur biotope.

biodégradable. *adj.* Qualifie une substance chimique détruite par un micro-organisme.

biogène. *adj.* Qui participe à la production de structures vivantes.

biogéocénose. *n.* Syn. d'*écosystème*.

biogéographie. *n.* Étude de la distribution géographique des divers taxons d'êtres vivants. La biogéographie des plantes est la *phytogéographie*.

bioherme. *n.* Édifice récifal, non stratifié, dû à des coraux et autres organismes constructeurs.

bioluminescence. *n.* Chez les animaux, émission lumineuse produite par des réactions biochimiques.

biomasse. *n.* Dans un endroit donné, masse d'êtres vivants par unité de surface ou parfois de volume.

biome. *n.* Vaste écosystème couvrant de grandes étendues de la Terre, ayant une physionomie et une écologie communes (savane, forêt de feuillus) sous des compositions floristiques et faunistiques diverses. Syn. de *formation*.

bioréducteurs. *n.* Organismes qui décomposent la matière organique (détritus végétaux, cadavres d'animaux, etc.) et contribuent ainsi à la libération d'éléments minéraux dans le milieu.

biosphère ou **écosphère.** *n.* Ensemble des êtres vivants qui peuplent la surface de la Terre.

biostrome. *n.* Récif en bancs continus, lités suivant les lois de la stratification.

biotine. *n.* Vitamine H, dérivé cyclique de l'urée, qui fixe le gaz carbonique intervenant au cours des réactions de carboxylation.

biotope. *n.* Milieu occupé par une ou des communautés d'êtres vivants, et caractérisé par certains traits écologiques en rapport avec la vie de ceux-ci.

bipédie ou **orthostatisme.** *n.* Mode de locomotion où seuls les membres postérieurs assurent la fonction motrice. *Ex.* Certains Oiseaux et les Hominidés (Primates).

biréfringent. *adj.* Corps qui, recevant un rayon lumineux, entraîne l'apparition de *deux* rayons réfractés et non d'un seul.

biuret. *n.* Substance correspondant à l'union de deux molécules d'urée :

$$2\,CO\begin{cases}NH_2\\NH_2\end{cases} \rightarrow \begin{matrix}CO\langle^{NH_2}\\ \quad NH\\CO\langle_{NH_2}\end{matrix} + NH_3.$$

blastème rénal. Ébauche primitive du système rénal chez l'embryon des Vertébrés.

blastocèle. *n.* Cavité de segmentation de la *blastula* se formant par écartement des *blastomères*.

blastomère. *n.* L'une des premières cellules issues de la division de l'œuf.

blastopore. *n.* Orifice extérieur de l'*archentéron* résultant de la gastrulation par invagination de la *blastula* lors du développement embryonnaire d'un œuf de Métazoaire. Il donnera l'anus chez les Deutérostomiens (les Échinodermes et les Cordés notamment) et la bouche chez les Protostomiens (la plupart des autres Métazoaires).

blastula. *n.* Premier stade embryonnaire apparaissant à la fin de la segmentation de l'œuf et précédant la *gastrula*.

blennorragie. *n.* Infection du tractus génital masculin et féminin dont l'agent pathogène est un gonocoque : *Neisseria gonorrhoeae*.

bléomycine. *n.* Substance antibiotique qui provoque la rupture des acides désoxyribonucléiques.

blépharoplaste ou **cinétosome** ou **corpuscule basal.** *n.* Granule présent à la base d'un cil ou d'un flagelle, chez les Bactéries et les cellules munies d'un appareil locomoteur, comme les Péridiniens. Il est intracytoplasmique dans le second cas. Contient parfois de l'ADN.

bleu de méthyle. Colorant bleu acide. Colore entre autres la callose ainsi que le tissu conjonctif. Dérivé aminé du triphénylméthane.

bleu de méthylène. Colorant basique qui peut servir de colorant vital, en particulier du système nerveux. Ses dérivés *(azur* et *violet de méthylène)* sont spécialement importants.

bleu de toluidine. Colorant histologique basique (chlorure de triméthylthionine). Voisin du bleu de méthylène, il est cependant métachromatique. Sert en particulier à colorer les acides nucléiques à pH bas (auquel les protéines, du fait de leur point isoélectrique, ne sont plus acides et ne fixent donc plus les colorants basiques).

bogheads. *n.* Charbons bitumineux spéciaux, constitués par des Algues monocellulaires.

bois de cœur. Bois secondaire formé anciennement par le *cambium*, et situé par conséquent au centre du tronc. Dur et non fonctionnel, il ne conduit plus la sève, mais contribue à assurer la résistance mécanique du tronc.

botulisme. *n.* Maladie à manifestation neurologique produite par la toxine d'une Bactérie, *Clostridium botulinum*, présente dans certaines viandes, conserves, etc., qu'il est donc nécessaire de bien cuire.

bouchon vitellin. Amas de *blastomères* obstruant le *blastopore* au cours du développement embryonnaire des Amphibiens.

bourgeon caudal. Stade du développement embryonnaire des Vertébrés caractérisé par la mise en place des organes et l'apparition de la queue.

bourgeon glandulaire. Ébauche embryonnaire d'une glande.

bourgeonnement. *n.* Mode de reproduction asexuée par lequel se forme, sur la paroi d'un animal, une excroissance qui se sépare de l'organisme maternel pour donner un nouvel individu. *Ex.* Chez l'hydre d'eau douce.

bourgeons du goût. Organes gustatifs, dispersés chez les Poissons et concentrés en papilles gustatives sur la langue des Mammifères. Chaque bourgeon gustatif comporte des cellules chimioréceptrices entourées par des cellules de soutien.

bourrelets branchiaux. Ébauches des futures branchies externes chez l'embryon des Amphibiens.

bourrelets neuraux. Bords soulevés de la plaque neurale qui formeront, en convergeant, la gouttière neurale.

bourses. *n.* Voir *sacs scrotaux*.

bouton embryonnaire. Massif cellulaire interne de la *blastula* des Mammifères qui donnera naissance à l'embryon.

bouturage. *n.* Mode de reproduction dans lequel un fragment de l'organisme, ou *bouture*, formé sans intervention de la sexualité, se sépare ou est séparé de l'organisme père et se développe en un organisme similaire. Se dit en particulier de l'utilisation de fragments isolés de plantes supérieures portant des bourgeons pour les reproduire.

brachial. *n.* Muscle fléchisseur ventral du bras qui relie la tête de l'humérus et la partie proximale de l'ulna.

brachiation. *n.* Mode de locomotion arboricole de certains singes qui se déplacent à bout de bras en se balançant de branches en branches.

brachydactylie. *n.* Anomalie du squelette caractérisée par un raccourcissement des doigts.

branchiospine ou **branchicténie.** *n.* Chez les Poissons cartilagineux, appendice situé sur le bord interne de l'arc branchial et servant à filtrer le plancton.

bronche. *n.* Chez les Vertébrés terrestres, ramification de la trachée conduisant l'air aux poumons.

bronchioles. *n.* Ramifications des *bronches* chez les Vertébrés terrestres.

broyat. *n.* Produit du broyage d'un élément quelconque. En particulier, en cytologie, produit d'un tissu broyé de telle manière que les cellules soient rompues et les organites dispersés.

bulbe. *n.* En général, tout renflement. *Spécialt.* Renflement de la tige des Cormophytes dû à l'accumulation de matières de réserves (amidon surtout) dans celle-ci ou dans des feuilles densément disposées sur elle.

bulbe éjaculateur. 1° Portion supérieure renflée du canal éjaculateur des Insectes où débouchent les glandes annexes. 2° Chez les Araignées, organe copulateur mâle situé dans une dépression du tarse des *pédipalpes*.

bulbille. *n.* 1° Petit bulbe, ne constituant pas la base d'une tige, mais un bourgeon axillaire ou adventif de celle-ci, susceptible de se détacher et de se développer en une nouvelle plante. 2° Formation condensée du thalle de certains Champignons, très comparable aux sclérotes.

bulliforme. *adj.* Renflé en bulle. Les cellules bulliformes des feuilles de Monocotylédones sont volumineuses, arrondies et susceptibles de changer de volume par l'entrée et la sortie d'eau, ce qui entraîne l'enroulement et le déroulement du limbe.

bunodonte. *adj.* Qualifie, chez les Mammifères, la dent qui présente des cônes arrondis. *Ex.* Primates et Suidés.

bursicon. *n.* Hormone sécrétée par les ganglions cérébroïdes des Insectes et intervenant dans le tannage de la cuticule.

C

cactiforme. *adj.* Qualifie une plante désertique ayant l'aspect d'un cactus.

cadre de Caspary. Encadrement de lignine des cellules de l'endoderme des racines (et parfois des tiges). Se trouve sur les 4 parois radiales et est étroitement accolé aux 4 cadres des cellules voisines, empêchant le passage de liquides entre celles-ci. Syn. *Bandes de Caspary*.

caducifolié. *adj.* Fait d'arbres à feuilles caduques. *Ex.* Forêt caducifoliée.

cal. *n.* 1° Amas cellulaire osseux de régénération qui se forme au niveau d'une fracture. 2° Épaississement de l'épiderme qui apparaît à certains endroits de la peau soumis à un frottement intense.

calcémie. *n.* Concentration en calcium du sang.

calcicole. *adj.* Qui affectionne les terrains calcaires.

calcifuge. *adj.* Qualifie une plante qui pousse sur un sol acide ne renfermant pas de calcium.

calcite. *n.* La plus commune des deux formes cristallines du calcaire, ou carbonate de calcium, cristallisant dans le système hexagonal. Existe dans les coquilles d'œufs et les os, ainsi que les marbres et la craie.

calice. *n.* 1° Chez les végétaux, ensemble des sépales d'une fleur. 2° Cavité, coiffant les *pyramides de Malpighi* du rein des Mammifères, au niveau de laquelle débouchent les tubes collecteurs des néphrons.

callose. *n.* Polymère du glucose, où les molécules sont liées autrement que dans l'amidon ou la cellulose, et qui se rencontre notamment dans les cellules du liber et dans les gamétanges des plantes vasculaires, ainsi que chez les Thallophytes.

callosités. *n.* 1° Épaississements cornés des pouces permettant aux mâles des Amphibiens Anoures de maintenir la femelle lors de l'accouplement. 2° Épaississements cornés, nus, fortement colorés et localisés au niveau des fesses de certains singes (*ex.* chimpanzés, babouins).

calotte. *n.* Syn. de *tegmentum.*

cambium. *n.* Assise génératrice produisant du liber secondaire vers l'extérieur et du bois secondaire vers l'intérieur. Peut s'employer pour l'assise génératrice subéro-phellodermique (écorce à l'intérieur, liège à l'extérieur). Certains cambiums produisent un parenchyme banal où se différencient ensuite des faisceaux libéro-ligneux.

camphre. *n.* Terpène à deux cycles possédant une fonction cétone. Extrait du bois du camphrier.

canal de Bartholin. Canal excréteur des glandes sublinguales de l'homme.

canal cochléaire. Formation de l'oreille interne, rectiligne chez les Reptiles et les Oiseaux, enroulée en spirale chez les Mammifères.

canal déférent. Conduit évacuateur des spermatozoïdes des Vertébrés.

canal épendymaire. Canal axial de la moelle épinière contenant du liquide céphalo-rachidien et en relation avec les *ventricules encéphaliques.*

canal galactophore. Canal d'évacuation de la sécrétion lactée dans les glandes mammaires.

canal ombilical. Syn. de *pédicule vitellin.*

canal de Wharton. Canal excréteur de la glande sous-maxillaire de l'homme.

canal de Wolff ou **uretère primaire.** Canal collecteur du *pronéphros* des Vertébrés inférieurs.

canaux semi-circulaires. Diverticules membraneux de l'*utricule* de l'oreille interne des Vertébrés qui, disposés dans les trois plans de l'espace, constituent un organe d'équilibration.

capacité au champ d'un sol. État d'un sol se trouvant, après perte de l'eau de gravité, à son point de rétention maximale.

cape apicale. Composant ectodermique du bourgeon d'un membre chez un embryon de Vertébré.

cap de Broca. Région postérieure de la troisième circonvolution frontale de l'encéphale, particulièrement développée chez l'homme.

capillaire. *n.* Vaisseau, du diamètre d'un cheveu, reliant les réseaux artériel et veineux au niveau des organes. Ce conduit ne comporte qu'un simple endothélium doublé d'une basale contre laquelle s'appliquent quelques *péricytes.*

capillarité. *n.* Phénomène se manifestant lorsque des liquides peuvent s'engager dans des conduits de faible diamètre; leur tension superficielle aide ou s'oppose alors à leur progression.

capitule. *n.* Inflorescence de forme massive, renfermant, en principe, de nombreuses fleurs. Ressemble souvent à une fleur simple, parce qu'elle est entourée inférieurement d'un involucre de bractées semblable à un calice, et présente des fleurs inférieures à corolle hypertrophiée, dont l'ensemble offre l'aspect d'une corolle simple. Certains capitules sont groupés eux-mêmes en capitules secondaires. *Ex.* Capitule des Composées.

capside. *n.* Enveloppe protidique qui entoure le nucléoïde du virion.

capsomère. *n.* Type de capside du virion constituée par plusieurs protéines.

capsule. *n.* 1° Chez certaines Bactéries, enveloppe glucidique et protéique entourant la paroi squelettique. 2° Portion terminale du sporogone, ou sporophyte, des Bryophytes, renflée en forme d'urne, et libérant les spores par rupture de sa paroi ou par chute d'un couvercle (opercule). 3° Chez les Angiospermes, fruit sec déhiscent issu d'un gynécée pluricarpellaire.

capsule de Bowmann. Cupule à double paroi enfermant le *glomérule de Malpighi.*

caractère Killer. Chez la paramécie *Paramecium aurelia,* facteur à hérédité extrachromosomique localisé dans les *particules kappa* du cytoplasme.

caractéristique. *adj.* Qualifie une espèce végétale appartenant généralement à une association végétale donnée.

carboxylation. *n.* Fixation de CO_2 sur une molécule. Il y devient une fonction acide organique —COOH, ce groupement étant le *carboxyle.*

carboxyle. *n.* Le groupement —COOH, caractéristique des acides organiques, qui en comportent au moins un, mais peuvent être aussi *di-*ou *tricarboxyliques.*

carboxypeptidase. *n.* Enzyme qui libère l'acide aminé fixé en bout de chaîne peptidique (extrémité C - terminale).

carcinogène ou **oncogène.** *adj.* Qui entraîne la multiplication néoplasique ou tumorale des cellules.

carcinome. *n.* Tumeur maligne qui se forme à partir des tissus épithéliaux.

cariçaie. *n.* Zone à *Carex* bordant un lac ou un étang.

carmin. *n.* Colorant produit par la femelle d'une cochenille et utilisé pour colorer la cellulose (en présence d'alun de potassium) ou les chromosomes (en présence d'acide acétique et de fer).

carottage. *n.* Extraction en profondeur d'une colonne cylindrique de sédiment.

carpelle. *n.* Pièce florale, homologue d'une feuille, et formant les ovules qui semblent correspondre à des sortes de folioles. Enroulés sur eux-mêmes lorsqu'ils sont libres, les carpelles sont parfois plats lorsqu'ils sont unis à leurs voisins en un gynécée. *Carpelle* s'appliquait originellement à un élément de fruit, mais ne s'emploie plus dans ce sens.

carte factorielle. Localisation des gènes sur les chromosomes d'une espèce donnée.

cartésien. *adj.* Relatif à la doctrine méthodique et rationaliste de Descartes, philosophe et mathématicien du XVIIe siècle.

cartilage de conjugaison. Plaque de *chondrocytes* située entre l'épiphyse et la métaphyse de l'os et qui assure sa croissance en longueur.

caryocinèse. *n.* Division d'un noyau cellulaire. Ce terme est parfois utilisé comme synonyme de *mitose.*

caryogamie. *n.* Fusion des noyaux des gamètes, lors de la fécondation, aboutissant à l'œuf qui devient ainsi une cellule diploïde.

caryorexie ou **caryorrhexie.** *n.* Segmentation d'un noyau sous l'influence d'un agent viral ou chimique.

caryotype. *n.* Garniture chromosomique spécifique d'une espèce.

catalase. *n.* Enzyme décomposant l'eau oxygénée (H_2O_2) en oxygène et eau, l'oxygène servant à oxyder un métabolite.

cathepsines. *n.* Enzymes protéolytiques intervenant dans l'autolyse des tissus.

cation. *n.* Ion chargé positivement, se rendant donc à la cathode (pôle négatif).

caulinaire. *adj.* Qui concerne la tige (caule), soit en général (rameaux compris), soit par opposition à ses rameaux.

cavernicole. *adj.* Qui vit dans les cavernes et les grottes.

cavité allantoïdienne. Sac formé par l'évagination de l'*allantoïde;* recouvre l'*amnios* et assure les échanges respiratoires de l'embryon des Vertébrés amniotes.

cavité amniotique. Poche qui se forme autour de l'embryon des Vertébrés amniotes par repliement d'une partie de l'*ectoderme* et de la *somatopleure.* Remplie d'un liquide dit amniotique, elle permet à l'embryon de se développer en milieu aqueux.

cavité cœlomique. Cavité qui se forme chez certains animaux par creusement du *mésoderme.*

cécidie. *n.* Syn. de *galle.*

cellophane. *n.* Substance résultant de la repolymérisation de la cellulose dégradée par certaines solutions (chloroiodure de zinc). Permet la purification des solutions colloïdales par dialyse : seuls l'eau et les solutés à petites molécules la traversent. Les pellicules vendues sous le nom de « cellophane » sont en général, des produits très différents, imperméables même à l'eau !

cellularisé. *adj.* Constitué de cellules, par opposition à *syncytial.*

cellulase. *n.* Enzyme dégradant la cellulose. Produite notamment par des Bactéries et des Champignons.

cellule. *n.* Structure de base des êtres vivants, limitée par une *membrane cytoplasmique* souple et formée d'un *cytoplasme* contenant un *noyau* et divers autres *organites.* La cellule représente l'unité morphologique et physiologique des êtres vivants.

cellule bordante. Cellule de l'épithélium gastrique des Mammifères qui sécrète l'acide chlorhydrique nécessaire à l'action de la pepsine.

cellule principale. Chez les Mammifères, cellule de l'épithélium gastrique qui sécrète une enzyme *protéolytique :* la pepsine.

cellules chromaffines. Cellules de la médullo-surrénale renfermant des granulations qui fixent les sels de chrome et qui sécrètent l'*adrénaline* ou la *noradrénaline.*

cellules germinales. Cellules reproductrices d'un être vivant. On les oppose généralement aux cellules somatiques qui constituent l'organisme.

cellules de Kupffer. Cellules endothéliales des capillaires hépatiques qui peuvent se transformer en cellules phagocytaires.

cellules de Paneth. Cellules séreuses de l'épithélium intestinal des Mammifères qui sécrètent les enzymes du suc intestinal.

cellules « petites ». Cellules de la Levure *Saccharomyces cerevisiae* présentant une hérédité de type cytoplasmique et caractérisées par une physiologie perturbée (incapacité de respirer, etc.).

cellules pyramidales du cortex. Neurones du cortex cérébral dont le corps cellulaire présente une forme typique de pyramide.

cellules de Sertoli. Cellules nourricières de la paroi du *tube séminifère* des testicules des Vertébrés amniotes.

cellules visuelles. Cellules nerveuses de la rétine des Vertébrés comprenant un *segment externe* photorécepteur allongé (bâtonnets) ou court (cônes), un *segment intermédiaire* et un *segment interne.*

cellulose. *n.* Polymère insoluble d'une forme de glucose, à longues molécules en forme de chaînes, elles-mêmes groupées en faisceaux. Constituant essentiel des parois squelettiques des végétaux.

celluloso-pectique. *adj.* Constitué de cellulose et de composés pectiques. C'est le cas de la partie périphérique de la paroi primaire des cellules végétales.

cémentocyte. *n.* Cellule qui fabrique le cément entourant la racine des dents et parfois leur couronne.

centimorgan. *n.* Unité de longueur des cartes génétiques définie par le rapport :

$$\frac{\text{nombre de remaniements chromatidiques}}{\text{nombre total de chromatides}} \times 100.$$

central. *n.* Os court constitutif du poignet ou de la cheville *(basipode)* des Vertébrés.

centre cellulaire ou **centriole.** Organite intracytoplasmique caractéristique des cellules animales, jouant un rôle important au moment de la division cellulaire. De cet élément dérivent les cils et les flagelles des cellules mobiles.

centre organisateur. Territoire du germe contrôlant l'organisation de l'embryon et correspondant, chez un Amphibien, à la lèvre dorsale du blastopore formée au niveau du *croissant gris.*

centres taxiques. Centres hypothétiques du système nerveux qui correspondraient à des facteurs d'orientation.

centrolécithe. *adj.* Caractérise le type d'œuf dont les réserves vitellines occupent la partie centrale. *Ex.* Les œufs des Insectes.

centromère. *n.* Rétrécissement des chromosomes par où ils sont en rapport avec certaines fibres du fuseau. Le centromère est unique sur un chromosome et y occupe une position définie, variable suivant les chromosomes d'un même caryotype. Syn. *Constriction primaire.*

centrosome. *n.* Formation constituée de tubules et située aux extrémités du fuseau lors de la mitose des cellules animales et des cellules de Thallophytes.

céphalique. *adj.* Qui concerne la tête ou parfois le cou. *Ex.* Vertèbres céphaliques.

cératobranchial. *n.* Troisième des quatre os disposés dorsoventralement qui constituent l'arc branchial des Poissons.

cérébralisation. *n.* Caractère évolutif de la lignée des Vertébrés consistant en un développement croissant du cerveau, et par conséquent du psychisme.

cerveau postérieur. Voir *cervelet.*

cervelet ou **cerveau postérieur** ou **métencéphale.** Quatrième vésicule de l'*encéphale* des Vertébrés servant de centre de contrôle de l'équilibre et de coordination motrice ainsi que de modulateur de toute l'activité nerveuse.

cétose. *n.* Ose dont la molécule comporte une fonction cétone et qui est moins réducteur que les aldoses.

chaining. *n.* Enchaînement de comportements dont chacun joue le rôle de stimulus vis-à-vis du suivant.

chalazes. *n.* Tortillons de fibres de mucine maintenant en suspension dans l'albumen le jaune de l'œuf des Oiseaux.

chalone. *n.* Substance encore hypothétique. Serait produite par un tissu pour limiter sa propre prolifération.

chambre sous-stomatique. Espace ménagé entre les cellules du mésophylle, au-dessous d'un *stomate.*

chaméphyte. *n.* Plante basse dont les bourgeons peuvent être protégés par la neige.

champ morphogénétique local. Territoire du germe au stade neurula : cette zone est dépourvue de différenciations morphologiques ou histologiques, mais présente une détermination.

chaparral. *n.* Formation végétale californienne ressemblant à la garrigue.

charbon. *n.* Infection animale d'origine bactérienne. Elle commence au niveau de la peau où elle forme des pustules et s'étend à la circulation générale, ce qui peut provoquer la mort.

charentien. *adj.* Qualifie la sous-division de la période préhistorique *moustérienne* caractérisée par ses racloirs.

charge. *n.* Syn. de *densité.*

charge biotique maximale. Capacité maximale d'un milieu à accepter une population animale ou végétale.

chélat. *n.* Complexe résultant de la chélation d'un métal par un chélateur.

chélaté. *adj.* Fixé sous forme de chélat.

chélateur. *n.* Substance susceptible d'opérer la chélation d'ions métalliques. L'ion éthylène-diamine-tétra-acétate est le chélateur le plus connu.

chélation. *n.* Fixation d'ions métalliques sur une substance, chacun étant uni par au moins deux liaisons de coordinance à celle-ci, qui est donatrice d'électrons dans le processus.

chimiorécepteur. *n.* Récepteur sensoriel sensible aux substances dissoutes. *Ex.* Cellules gustatives.

chimiotactisme ou **chimiotaxie.** *n.* Tactisme où le stimulus est chimique.

chitinase. *n.* Enzyme qui hydrolyse la chitine, acétyl-glucosamine constitutive de la carapace des Arthropodes.

chitine. *n.* Polymère comparable à la cellulose, mais azoté, car formé de glucose aminé. Abondante dans le règne animal, en particulier dans la carapace des Insectes, la chitine se trouve aussi chez beaucoup de Champignons.

chitobiose. *n.* Glucide formé de deux molécules d'acétyl-glucosamine. Une chaîne de molécules de chitobiose constitue une molécule de *chitine.*

chloral. *n.* Dérivé chloré de l'aldéhyde acétique : $Cl_3C—CHO$, obtenu par action du chlore sur l'alcool éthylique.

chloramphénicol. *n.* Antibiotique inhibiteur des synthèses protéiques mitochondriales utilisé notamment en génétique pour étudier une résistance à l'hérédité cytoplasmique chez les Levures.

chlorophylles. *n.* Substances vertes, à noyau complexe, azoté et renfermant un atome de magnésium. Permettent la captation de l'énergie lumineuse lors de la photosynthèse. Il existe des chlorophylles a, b, c, d et e. Les Cormophytes possèdent seulement les deux premières, tandis que les divers groupes d'Algues sont caractérisés par la présence de deux ou trois des cinq chlorophylles.

chloroplaste. *n.* Organite des Végétaux eucaryotes possédant des lamelles sur lesquelles est fixée la chlorophylle qui permet la photosynthèse.

chlorose. *n.* Maladie qui se manifeste par un blanchissement ou un jaunissement d'organes normalement verts. Provoquée soit par un défaut de fer, souvent dû à la présence de calcium, soit par des parasites.

choline. *n.* Base organique très répandue dans les phospholipides. De formule :

$$(CH_3)_3—N(OH)—CH_2—CH_2OH,$$

elle y est liée à un radical phosphoryle estérifiant lui-même une fonction alcool primaire du glycérol.

chondrification. *n.* Ensemble des processus de formation du cartilage.

chondriome. *n.* Ensemble des mitochondries.

chondrocyte. *n.* Cellule cartilagineuse.

chondromucoprotéine. *n.* Protéine constitutive de la substance fondamentale du cartilage.

chopping tool. Terme anglo-saxon utilisé pour désigner un type particulier de *galet aménagé.*

chorde ou **corde.** *n.* Organe embryonnaire d'origine mésodermique autour duquel se forme la partie ventrale du corps des vertèbres des Vertébrés, mais qui subsiste intact chez l'adulte des Procordés.

chorion. *n.* 1° Enveloppe dure de l'œuf des Insectes sécrétée par les cellules folliculaires. On y distingue, de l'extérieur vers l'intérieur, deux couches : l'*exochorion,* renfermant une lipoprotéine, la *chorionine,* et l'*endochorion,* comprenant des protéines associées à des polyphénols. 2° Élément constitutif du placenta chez les Mammifères Euthériens.

chorion conjonctif. Couche de tissu conjonctif enveloppant la muqueuse intestinale des Vertébrés.

chorologie. *n.* Description des aires de répartitions des différents taxons (espèces, genres, familles, etc.).

chromatide. *n.* Produit du clivage longitudinal d'un chromosome. Même d'allure massive, les chromosomes peuvent déjà être clivés en deux chromatides à la prophase, ce qui est compréhensible puisque la duplication de l'ADN a alors déjà eu lieu.

chromatine. *n.* Partie colorable du contenu du noyau. Présente la forme de filaments et de grains. Est constituée surtout d'acide désoxyribonucléique et de protéines.

chromatographie. *n.* Technique de séparation physique de substances organiques en mélange. On utilise l'aptitude différente de ces substances à migrer dans des colonnes de poudre de cellulose, d'alumine, etc., sur des feuilles de papier ou dans des couches de gel de silice, lorsqu'elles sont entraînées par divers solvants. On peut aussi *chromatographier* des mélanges gazeux, dont les constituants sont diversement entraînés par un gaz inerte à travers une colonne adsorbante.

chromomère. *n.* Renflement présent sur chaque chromonéma d'un chromosome. Les chromomères, correspondants des deux chromonéma sont normalement situés l'un près de l'autre au même niveau.

chromoprotéine. *n.* Hétéroprotéine colorée. *Ex.* L'hémoglobine.

chromosomes. *n.* Éléments en général allongés, formés par le noyau de la cellule lors de sa division. Sont constitués d'ADN et constituent le support de l'hérédité. Leur nombre et leur forme sont caractéristiques d'une espèce donnée.

chromosome polytène. Chromosome géant présent chez certains animaux (glandes salivaires de certains Diptères).

cicatricule. *n.* Syn. de *disque germinatif.*

cicatrisation. *n.* Phénomène de régénération tissulaire au niveau d'une blessure.

cinétique. *n.* La cinétique d'un phénomène est l'évolution de son intensité dans le temps.

cinétosome. *n.* Voir *blépharoplaste.*

cladode. *n.* Rameau aplati en forme de feuille. Porte lui-même de petites feuilles qui peuvent abriter des fleurs ou des inflorescences, ce qui révèle sa vraie nature : celle de tige.

classe. *n.* Ensemble d'ordres apparentés.

climacique. *adj.* Qualifie un *écosystème* en équilibre.

climax. *n.* État stable de la végétation lorsque, dans une zone donnée, le climat ne se modifie pas et que les êtres vivants, l'homme en particulier, n'interviennent pas. Par exemple, dans beaucoup de régions, une forêt de composition variable tend à s'installer si on abandonne la végétation à elle-même : c'est le climax du lieu.

climogramme. *n.* Traduction graphique du climat d'une station : chacun des douze mois y est représenté par un point dont les coordonnées sont la moyenne mensuelle de la température et de la pluviosité. La forme de la figure, obtenue en joignant les douze points représentatifs des mois de l'année, diffère selon que la station subit une influence continentale ou océanique p. ex.

cline ou **écocline.** *n.* Variation progressive et régulière d'une espèce suivant un gradient géographique.

clone. *n.* Ensemble d'individus ou de cellules provenant d'un même individu ou d'une même cellule. *Ex.* Descendance d'une même Bactérie, ou d'une daphnie par parthénogenèse.

cluster. *n.* (angl. = *amas*). En particulier, portion d'ADN où certaines bases sont très abondantes et comme « entassées ».

cnidaires. *n.* Embranchement animal constitué par des Métazoaires diblastiques dont l'ectoderme contient des cellules urticantes à filament dévaginable : les cnidoblastes ou nématoblastes, qui caractérisent le groupe.

coaptation. *n.* Convenance entre deux structures distinctes permettant leur interaction physiologique ou biochimique.

cocarcinogène. *adj.* Qui renforce l'action d'un agent carcinogène.

cochlée ou **limaçon.** *n.* Formation en spirale de l'oreille interne des Mammifères constituée par le *canal cochléaire* et son enveloppe osseuse.

code génétique. Ensemble des informations qui, portées par l'acide désoxyribonucléique, s'expriment par des associations de nucléotides.

codon. *n.* Ensemble des trois bases (puriques et pyrimidiques) nécessaires pour définir un acide aminé lors des synthèses protéiques.

coefficient de céphalisation. Critère fondé sur le rapport entre le poids du cerveau et celui du corps.

coefficient de coïncidence. Rapport de la fréquence observée de *crossing-over* simultanés à la fréquence prévue par le calcul dans l'hypothèse où l'*interférence* serait nulle.

coefficient de croissance. Taux de croissance d'une population résultant de la différence entre les taux de natalité et de mortalité.

coefficient de Jaccard. Relation qui évalue la ressemblance floristique de deux associations végétales d'après les espèces qu'elles ont en commun.

cœlomate. *adj.* **(organisme).** Métazoaire triploblastique pourvu d'un *cœlome*. *N.* Les Annélides, les Mollusques, les Arthropodes, les Échinodermes, les Procordés et les Vertébrés sont des cœlomates.

cœlome. *n.* Cavité close provenant du creusement du mésoderme et contenant un liquide. Chez les Annélides, chaque segment comporte deux sacs cœlomiques distincts, alors que, dans d'autres groupes, il n'existe qu'une seule cavité cœlomique, ou cavité générale.

cœnocyte. *n.* Filament contenant de nombreux noyaux, mais non divisé en cellules.

coenzyme. *n.* Substance nécessaire au fonctionnement d'une enzyme : elle fournit le corps que l'enzyme doit fixer à la molécule qu'elle attaque, ou bien reçoit celui que l'enzyme a arraché à ce substrat; l'enzyme effectue alors un transfert entre son substrat et sa coenzyme.

cœur. *n.* Organe contractile et pulsatile des animaux qui permet la diffusion du sang dans tout le corps. Originellement formé, chez les Vertébrés, par le *sinus veineux*, une ou deux *oreillettes*, un ou deux *ventricules* et le *bulbe artériel* antérieur.

colchicine. *n.* Alcaloïde du colchique. Empêche l'organisation du fuseau lors de la mitose, quoique la protéine fusoriale se forme encore. Utilisée en médecine dans le traitement de la goutte.

colite. *n.* Infection du *colon* due à divers micro-organismes tels que les Bactéries.

collagénase. *n.* Enzyme dégradant le *collagène*. Les micro-organismes en sécrètent plusieurs. Rompent la liaison peptidique entre le $—NH_2$ de la glycine et le —COOH de la proline ou de l'hydroxyproline.

collagène. *n.* Substance fondamentale du tissu conjonctif qui se transforme en gélatine sous l'effet de la chaleur.

collatéral. *adj.* **(faisceau).** Faisceau libéro-ligneux formé de bois à l'intérieur et de liber à l'extérieur seulement. C'est le type usuel.

collenchyme. *n.* Tissu de soutien, à parois cellulaires épaissies par le dépôt de couches de cellulose alternant avec des composés pectiques. Très fréquent dans les tiges et les feuilles.

collet. *n.* Chez les plantes supérieures, région souvent renflée, parfois indistincte, qui limite la radicule de la plantule par rapport à l'axe hypocotylé.

collinéen. *adj.* **(étage).** Souvent, étage de végétation englobant les plaines et les collines, donc situé en dessous de l'étage montagnard, jusque vers 800 ou 1 000 m. Désigne aussi un étage situé au-dessus des plaines, qui constituent alors l'étage planitaire, et en dessous de l'étage montagnard.

colon. *n.* Partie médiane du gros intestin comprise entre le cæcum et le rectum.

colorant semi-vital ou **postvital.** Colorant qui est absorbé par la cellule encore vivante; il en colore certaines parties, mais entraîne plus ou moins rapidement sa mort.

colorant vital. Colorant que la cellule peut absorber sans être tuée, si la concentration n'en est pas excessive.

coloration topographique. Coloration qui met simplement en évidence les divers éléments tissulaires d'un organe, sans permettre l'analyse fine de sa cytologie.

col utérin. Bord externe de l'*utérus*, ouvrant dans le vagin.

commensalisme. *n.* Relation entre organismes profitant de la même nourriture mais sans se comporter en parasites. *Ex.* Les hyènes mangent les restes laissés par les lions et les tigres.

communauté. *n.* Ensemble des espèces animales, végétales et micro-organiques qui vivent ensemble.

compagne. *adj.* Qualifie une espèce végétale occasionnellement associée à une formation végétale donnée.

comparatisme. *n.* Théorie éthologique prônée par Schneirla selon laquelle le temps s'exprime au niveau individuel en transformant les gestes par l'apprentissage, et au niveau des descendants par les variations de comportements corrélées aux grandes variations physiologiques.

compétence. *n.* État physiologique d'un tissu lui permettant de réagir spécifiquement à un stimulus donné.

complément. *n.* Ensemble de neuf protéines du sérum sanguin nécessaires à l'interaction de nombreux antigènes et des anticorps correspondants, après laquelle les premiers sont finalement détruits.

complexes synaptinémaux. Structures différenciées du chromosome qui matérialisent la *synapsis* lors de la méiose; on les distingue parfaitement au microscope électronique.

composée. *adj.* **(feuille).** Constituée de plusieurs folioles, ayant elles-mêmes la forme de petites feuilles avec leur pétiolule, et insérées soit sur un rachis qui prolonge le pétiole (disposition pennée), soit toutes au même point, au sommet de ce pétiole (disposition palmée). L'ensemble de la feuille composée occupe dans la phyllotaxie la place d'une seule feuille, et sur la même plante on observe très souvent des intermédiaires entre feuilles simples et composées. Chaque foliole peut elle-même être composée de foliolules qui peuvent être composées à leur tour.

comportement instinctif. Manière d'être soumise à une régularité mécanique qui ne semble pas pouvoir être modifiée.

comportement intelligent. Manière d'être qui semble pouvoir être modifiée et corrigée en fonction de ses résultats sous l'effet d'une réflexion.

comptage par plage. Méthode d'évaluation des unités pathogènes virales d'une culture cellulaire.

conflit. n. Terme utilisé par les éthologistes pour désigner chez l'animal une situation dans laquelle il est soumis à deux stimuli opposés.

concanavaline A. L'une des phytohémagglutinines.

concentrique ou **centrique.** *adj.* **(faisceau).** Qui comporte du liber tout autour d'un massif de bois.

concrescent. *adj.* Soudé congénitalement. Deux structures concrescentes sont nées fusionnées à partir d'un primordium unique, et ont crû ensemble, sans jamais se séparer. Leur morphologie et leur anatomie manifestent, malgré tout, leur dualité.

condensateur ou **condenseur.** *n.* Dispositif optique destiné à concentrer les rayons lumineux à un niveau donné dans un instrument d'optique, en particulier au niveau de la préparation examinée au microscope.

condupliqué. *adj.* Plié longitudinalement suivant une ligne médiane et vers l'intérieur (du côté adaxial). *Ex.* Feuille condupliquée.

cône. *n.* Toute formation fertile massive et allongée. *Ex.* Cône de houblon. Cône mâle des Conifères : fleur mâle à étamines aplaties. Cône femelle de ces plantes : inflorescence dans laquelle les bractées abritent un rameau axillaire virtuel produisant une, deux ou plusieurs feuilles fertiles modifiées, soudées les unes aux autres, et portant les ovules dorsalement. L'ensemble constitue l'écaille séminale, souvent soudée à la bractée correspondante, au moins en partie.

conjugaison. *n.* 1° Union de deux cellules fonctionnant comme gamètes. 2° Chez les Bactéries, union temporaire de deux cellules, au cours de laquelle l'une d'elles injecte à l'autre un segment de molécule d'acide désoxyribonucléique de son chromosome.

conné. *adj.* Soudé par ses bords, spécialement à la base. *Ex.* Feuilles connées, souvent dites à tort perfoliées.

consommateurs. *n.* Animaux qui tirent leur énergie des substances organiques déjà formées par d'autres êtres vivants. On les dit primaires s'ils se nourrissent directement aux dépens des producteurs, secondaires s'ils se nourrissent des consommateurs primaires.

constriction primaire. Voir *centromère*.

continu. *adj.* **(capillaire).** Qualifie un capillaire dont le revêtement endothélial est ininterrompu. *Ex.* Capillaires musculaires, pulmonaires...

continuum. *n.* Terme utilisé par certains phytosociologues pour désigner une variation continue de la végétation.

contraction musculaire. Réponse du muscle à une excitation efficace entraînant un raccourcissement dû à un glissement des filaments d'actine des myofibrilles sur les filaments de myosine.

contrainte totale d'humidité du sol ou **potentiel capillaire** ou **potentiel hydrique.** Énergie de rétention de l'eau par le sol s'exprimant, selon les cas, en unités de travail, d'énergie ou de pression.

convergent. *n.* Élément anatomique de l'appareil conducteur des plantes vasculaires formé d'un faisceau ligneux centripète et/ou de ses éléments intermédiaires puis superposés, ainsi que des portions libériennes correspondantes qui viennent former le ou les faisceaux superposés en fin d'évolution vasculaire. Repérables dans les plantules, les convergents n'apparaissent plus dans l'épicotyle, où la différenciation commence au stade superposé.

conversion génique. Mis en évidence chez les Champignons Ascomycètes, processus de recombinaison génétique d'où on obtient trois produits parentaux et un seul recombiné, à la différence de la *méiose* avec *crossing-over* qui donne deux produits parentaux et deux recombinés.

coprah. *n.* Substance blanche tapissant les parois de la cavité de la noix de coco. C'est la portion cellularisée de l'albumen; le reste est liquide, à l'état de *lait de coco*, dans la cavité limitée par le coprah.

coprolithe. *n.* Concrétion riche en phosphates formée à partir d'excréments fossilisés; on en connaît notamment dans le Lias, produits par les Reptiles.

coprophage. *adj.* Qui se nourrit d'excréments.

copy-choice. Formulée pour expliquer la conversion génique, hypothèse actuellement écartée car elle contredit certains faits tels que la réplication de l'ADN qui s'effectue avant la formation du zygote.

coraco-brachial. *n.* Muscle ventral de l'épaule qui relie le coracoïde et la face interne de l'humérus.

coralliforme. *adj.* Qualifie une plante désertique ayant l'aspect de corail.

cordacentre. *n.* Élément du corps vertébral qui, chez les Sélaciens, s'ajoute à l'*autocentre* et occupe la gaine fibreuse interne.

corde. *n.* Voir *chorde.*

cormus. *n.* Ensemble de la racine, de la tige et des phyllomes d'une plante.

corps de Barr. Masse de chromatine attachée à la membrane nucléaire des cellules humaines femelles. Correspond à un couple de chromosomes X. Sa présence ou son absence dans des cellules banales, notamment celles du liquide amniotique, permet de déterminer le sexe de l'embryon.

corps cellulaire du neurone ou **soma.** Territoire cytoplasmique du neurone présentant des formes variables et renfermant le noyau ainsi que des inclusions spécifiques telles que les *neurofibrilles* et les *corps de Nissl.*

corps genouillé externe. Noyau du *thalamus* servant de relais des voies visuelles chez les Vertébrés.

corps genouillé interne. Noyau situé sur les côtés des tubercules quadrijumeaux postérieurs et relié au *thalamus*; sert de relais auditif chez les Mammifères.

corps gras. Substance de réserve des Insectes et de leurs larves, constituée essentiellement de protéines et de lipides.

corps d'inclusion. Formation nucléaire importante (30 μ), arrondie et acidophile, observée dans le noyau et le cytoplasme des cellules envahies par des virus.

corps multivésiculaires. Poches contenant de nombreuses vésicules en rapport avec la pellicule ectoplasmique des cellules. Peuvent correspondre à un stade d'absorption de ces vésicules, ou au contraire de leur extrusion.

corps de Nissl. Granulations intracytoplasmiques du neurone correspondant à des éléments du réticulum endoplasmique et à des particules de ribonucléoprotéines.

corps opto-striés. Chez les Mammifères, noyaux résultant de la fusion des *couches optiques* diencéphaliques avec les *corps striés* télencéphaliques.

corpuscule basal. Voir *blépharoplaste.*

corpuscule élémentaire. Petite formation nucléaire ou cytoplasmique observée dans des cellules envahies par des virus.

corpuscules de Krause. Corpuscules encapsulés, sensibles au froid, particulièrement concentrés dans la paume des mains des Mammifères.

corpuscule de Malpighi. Dans le rein, ensemble formé par le *glomérule de Malpighi* et la *capsule de Bowmann.*

corpuscules de Meissner. Corpuscules tactiles encapsulés des Mammifères et localisés surtout aux extrémités des doigts.

corpuscules de Pacini. Corpuscules tactiles profonds, encapsulés et localisés dans la paume des mains et la plante des pieds des Mammifères.

corrélation. *n.* 1° Relation de cause à effet entre l'activité et le développement de deux ou plusieurs parties d'un organisme. 2° Présence d'une association de plusieurs caractères dans des êtres vivants sans qu'il y ait de rapports de cause à effet entre eux.

cortex. *n.* Enveloppe externe d'un organe à structure plus ou moins concentrique.

cortical. *adj.* Qui est localisé vers l'extérieur d'un organe ou d'un organisme.

corticole ou **corticicole.** *adj.* Qui habite la surface et les interstices des écorces.

corymbe. *n.* Grappe dont les pédoncules floraux sont de plus en plus courts vers le haut, de telle manière que les fleurs sont disposées suivant un plan. *Par ext.* Toute inflorescence hormis l'ombelle, notamment la grappe composée, ou grappe de cymes, dont les fleurs sont disposées suivant un plan (on dit aussi dans ce cas *fausse-ombelle*).

cotylédon. *n.* 1° Chez les végétaux, première ou une des premières feuilles de la plante. De forme spéciale, les cotylédons sont souvent gorgés de réserves ou servent de suçoirs pour l'utilisation des réserves de l'albumen ou du périsperme. Dans les deux cas, ils permettent à la plantule de vivre pendant qu'elle s'enracine. Ils deviennent éventuellement, par la suite, chlorophylliens et fonctionnent comme des feuilles ordinaires. Il y a deux cotylédons chez les Dicotylédones, un chez les Monocotylédones; les Gymnospermes en ont deux ou un assez grand nombre. 2° Plage du *placenta* des Mammifères Ruminants où sont localisées les villosités choriales.

couche de Malpighi. Couche cellulaire basale de l'épiderme, génératrice des cellules de la peau.

couches optiques. Syn. de *thalamus.*

courant de blessure. Courant électrique hypothétique qui, provoqué par la section d'un tissu, induirait la formation d'un blastème de régénération.

courbe aire-espèces. Utilisé par les phytosociologues, graphe qui traduit les relations entre les espèces et les territoires qu'elles occupent. Cette courbe permet de délimiter les *communautés.*

courbures rachidiennes. Chez les Hominidés, flexion de la colonne vertébrale, liée à la station bipède.

cow-pox. *n.* Syn. de *vaccine.*

crâne. *n.* Région antérieure du squelette des Vertébrés constituée par une partie protectrice de l'encéphale *(neurocrâne)* et une partie en liaison avec la région antérieure du tube digestif *(splanchnocrâne).*

crassulescent. *adj.* Qui est très riche en eau et adapté à sa conservation (lutte contre la transpiration), comme les Cactées et autres plantes grasses. Syn. de *succulent.*

créationisme. *n.* Théorie selon laquelle les espèces animales et végétales sont apparues d'emblée sous leur forme actuelle. Admise durant plusieurs siècles, cette hypothèse est aujourd'hui abandonnée par les scientifiques et ne présente plus qu'un intérêt historique.

crêtes neurales. Cordons cellulaires externes des bourrelets neuraux qui se segmenteront pour donner les ganglions crâniens, spinaux, sympathiques, etc.

crible positif. Chez une Levure, caractère des facteurs génétiques responsables d'une résistance à un *antibiotique.*

crible de sélection. Méthode de génétique qui consiste à sélectionner des souches mutantes, incapables d'effectuer, par exemple, une fonction cellulaire donnée.

crinophagie. *n.* Digestion par une cellule sécrétrice de son propre produit de sécrétion, pour en modérer la libération.

cristallin. *n.* Partie du globe oculaire constituée par une lentille épithéliale transparente qui focalise les rayons lumineux sur la rétine.

cristalloïde. *n.* 1° Substance donnant des solutions vraies, par opposition à *colloïde.* 2° Partie du grain d'aleurone des cellules végétales à contours anguleux, par opposition aux *globoïdes.* Ces derniers cristalloïdes sont protéiques, comme d'autres inclusions similaires des cellules animales et végétales également nommées cristalloïdes.

croisement. *n.* Produit de deux individus de variétés ou de races différentes *(métis)* ou d'espèces différentes *(hybrides).*

croisement intergénique. Croisement entre mutants au niveau de gènes différents.

croisement intragénique ou **croisement interallélique.** Croisement entre mutants au niveau du même gène.

croissance. *n.* Augmentation de volume de l'individu ou d'une de ses parties par multiplication des cellules ou simple grandissement de celles-ci.

croissance appositionnelle. Processus de croissance du cartilage au cours duquel les cellules conjonctives de la couche interne du périchondre se différencient en cellules cartilagineuses.

croissant dépigmenté. Syn. de *croissant gris.*

croissant de Gianuzzi. Amas de cellules séreuses dans les glandes sublinguales de l'homme.

croissant gris ou **croissant dépigmenté.** Zone en forme de croissant, identifiable par sa couleur intermédiaire entre celles des deux pôles de l'œuf des Amphibiens.

cro-magnoïde. *adj.* Qui se rapporte aux caractères morphologiques ou psychiques de l'Homme de Cro-Magnon.

crossing-over. *n.* Échange de gènes entre les chromatides de chromosomes homologues.

crown-gall. *n.* Tumeur végétale provoquée par une Bactérie : *Agrobacterium tumefaciens.*

crustecdysone. *n.* Hormone de mue des Crustacés produite par l'organe Y.

cryptique. *adj.* Qualifie un objet dont la coloration se confond avec celle du substrat qui le porte.

cryptorchidie. *n.* État d'un Mammifère chez lequel les testicules, n'ayant pas effectué leur descente normale dans les sacs scrotaux, restent intra-abdominaux. Cette anomalie s'accompagne de stérilité, la température corporelle étant trop élevée pour permettre la *spermatogenèse.*

culot. *n.* Masse accumulée au fond du tube après une centrifugation, correspondant à la réunion d'éléments relativement volumineux et denses précédemment en suspension.

curare. *n.* Substance empêchant la transmission de l'influx nerveux au muscle, déterminant donc une paralysie flasque. Plusieurs curares sont végétaux, d'autres de synthèse (curarisants).

curie. *n.* Quantité de radiations émises pendant une seconde par un gramme de radium.

cuticule. *n.* 1° Couche résistante et imperméable, dirigée vers l'extérieur, couvrant la paroi squelettique des cellules de l'épiderme des feuilles et des tiges. Contient notamment des cires. *Par ext.* Chez les Champignons, croûte dure de divers organes formée de plectenchyme. 2° Chez les Arthropodes (Insectes, Crustacés, etc.), production des cellules de l'épiderme, constituée surtout de chitine et formant une carapace éventuellement incrustée de calcaire.

cybernétique. *n.* Science qui étudie les mécanismes de communication et de contrôle chez les machines et les êtres vivants.

cycle alpin. Ensemble des phases de sédimentation (formation de dépôts marins ou continentaux), de plissement et d'érosion qui ont contribué à la formation de la chaîne des Alpes.

cycle biogéochimique. Ensemble des transformations biologiques, géologiques ou chimiques que

subissent les éléments constitutifs de la matière vivante tels que le carbone, l'azote, le phosphore, le soufre, le calcium, etc.

cycle sédimentaire. Désigne une série de formations marines encadrée par deux régressions : cette série débute par des dépôts littoraux correspondant à l'arrivée de la mer (transgression) ; elle se continue par des formations plus profondes indiquant le maximum d'extension marine, et se termine par des dépôts littoraux inaugurant une nouvelle régression.

cyclose. *n.* Mouvement spontané du cytoplasme des cellules se manifestant par des courants qui mettent en cause des lames de cytoplasme, en entraînant les organites.

cyclosérine. *n.* Antibiotique synthétisé par un Champignon du genre *Streptomyces* qui agit comme la *pénicilline* en bloquant l'édification de la paroi des Bactéries en prolifération.

cyste. *n.* Ampoule sphérique du *testicule* des Vertébrés anamniotes dans laquelle s'effectue la maturation des gamètes mâles.

cystéine. *n.* Acide aminé à radical soufré, de formule HS—CH_2—CH—COOH, abondant, par exemple, dans le jaune d'œuf. Sa présence dans les protéines permet les liaisons disulfures entre deux molécules de cystéine : R—S—S—R'.

(sous le CH : |, NH_2)

cytoblastème. *n.* Milieu organique à partir duquel on a cru d'abord que les cellules pouvaient se former par simple condensation.

cytochalasine β. Substance produite par le Champignon *Helminthosporium demativideum,* parasite de la flouve. Inhibiteur de nombreux processus de mouvements cellulaires (phagocytose, pinocytose, etc.) et de morphogenèse.

cytochimie. *n.* Étude de la constitution chimique des éléments des cellules par examen microscopique de réactions de coloration, précipitation, etc. Se pratique au microscope optique ou électronique.

cytochrome. *n.* Pigment respiratoire constitué d'une protéine et d'une substance azotée renfermant du fer. Sert au transport d'électrons lors de la respiration cellulaire, permettant le stockage sous forme d'acide adénosine-triphosphorique (ATP) de l'énergie issue de la dégradation des aliments.

cytolysome. *n.* Vacuole formée par une cellule en englobant une partie de ses organites et de son hyaloplasme. Grâce à l'apport d'enzymes des lysosomes primaires, ces éléments seront digérés.

cytomégalique. *adj.* Qualifie des virus qui provoquent la formation de grosses masses cytoplasmiques et nucléaires, ce qui permet de les identifier.

cytopathique. *adj.* Qui se rapporte aux maladies cellulaires faisant suite à la multiplication d'un virus.

cytoplasme. *n.* Ensemble des éléments d'une cellule, à l'exclusion du noyau, enfermés dans la membrane cytoplasmique. Comprend le hyaloplasme et les divers organites qui s'y trouvent (notamment l'appareil de Golgi, les mitochondries et le réticulum endoplasmique).

cytosine. *n.* Base pyrimidique constitutive des acides nucléiques. Son association avec un sucre (ribose ou désoxyribose) forme un nucléoside. Elle s'apparie toujours avec la guanine.

D

daunomycine. *n.* Antibiotique produit par des *Streptomyces (S. caeruleorubidus)* et utilisé comme antimitotique dans le traitement des leucémies aiguës. Syn. *Daunorubicine* ou *rubidomycine.*

D-ARN. Acide ribonucléique synthétisé par un gène pour induire la mise en fonction d'autres gènes. Son existence demeure hypothétique.

darwinisme. *n.* Théorie évolutionniste du biologiste anglais Ch. Darwin, selon laquelle les changements du milieu induisent des variations chez les individus. Ceux-ci doivent s'adapter ou périr. C'est la « sélection naturelle », qui élimine les plus faibles au profit des plus résistants.

D.B.O. Syn. de *demande biologique en oxygène.*

débitage. *n.* Technique grossière de fabrication d'un objet manufacturé utilisée par certaines civilisations préhistoriques; elle sert actuellement de repère dans la classification de ces dernières.

débourrement. *n.* Commencement du développement d'un bourgeon en rameau ou pousse (végétative ou inflorescentielle).

décarboxylase. *n.* Enzyme arrachant du CO_2 à son substrat.

déclencheur. *n.* Selon la théorie objectiviste, stimulation de l'environnement qui induit les réponses spécifiques des actes moteurs.

décortication annulaire. Ablation des tissus d'une tige ligneuse extérieurs au bois suivant un anneau autour de cette tige : la descente de la sève élaborée est interrompue et un bourrelet se forme à l'incision supérieure.

dédifférenciation. *n.* Réacquisition par une cellule ou une autre structure différenciée et spécialisée de caractères juvéniles, indifférenciés, ce qui lui permettra souvent de subir une différenciation nouvelle, différente de la première.

défoliateur. *adj.* Qui entraîne la destruction des feuilles. *N.* Un défoliateur (*ex.* chenilles processionnaires).

déhiscent. *adj.* Qui s'ouvre spontanément suivant des lignes précises de moindre résistance. *Ex.* Fruit sec déhiscent.

deltoïde. *n.* Muscle de l'épaule reliant la ceinture pectorale à l'humérus.

demande biologique en oxygène ou **D.B.O.** Quantité d'oxygène, consommée par les Bactéries aérobies, dont la mesure permet de connaître l'activité biologique d'une masse d'eau (à raison d'un volume d'un litre maintenu à 5 °C pendant 5 jours).

démo-écologie. Syn. d'écologie des populations. Partie de l'écologie qui étudie la dynamique des populations sous l'influence des facteurs abiotiques et biotiques.

dendrochronologie. *n.* Méthode de datation basée sur l'étude des anneaux de croissance des arbres.

dengue. *n.* Maladie virale de l'homme, localisée en Inde et en Afrique équatoriale, se manifestant principalement par de la fièvre.

dénitrification. *n.* Ensemble des réactions biochimiques produites par certaines Bactéries qui libèrent de l'azote gazeux à partir d'ions NO_3^-.

dent. *n.* Organe dur, fortement minéralisé, implanté le plus souvent dans les mâchoires des animaux et servant à la préhension et à la mastication des aliments. Chaque dent comprend une racine basale surmontée d'une couronne visible.

dentine. *n.* Substance fibrillaire calcifiée qui constitue la majeure partie de la dent des Vertébrés. Elle est sécrétée par des cellules spéciales : les *odontoblastes.* Syn. d'*ivoire.*

denture. *n.* Ensemble des dents portées par une mâchoire .Leur nombre et leur répartition caractérisent chaque espèce de Mammifère.

dépolarisation. *n.* Disparition ou diminution de la différence de potentiel électrique entre deux points, en particulier entre l'intérieur d'une cellule et la surface de sa membrane cytoplasmique.

dérépression. *n.* Cessation, sous l'effet d'un stimulus précis, de l'inhibition qui se manifestait au préalable vis-à-vis d'un gène, qui ne pouvait donc s'exprimer (il était *réprimé*). Déréprimé, il pourra déterminer la synthèse de la protéine dont il détient l'information.

dérive des continents. Théorie, postulée par Wegener (1912), selon laquelle les continents ne sont pas fixes mais se sont déplacés au cours des temps, et continuent de le faire.

dérive génétique. Ensemble des modifications géniques, dues au hasard, qui se manifestent à chaque génération dans les petites populations.

dermatoglyphes. *n.* Microvillosités que forme la surface de l'épiderme. *Ex.* Les empreintes digitales.

désert. *n.* Zone aride à végétation xéromorphe, éparse, bien adaptée à la sécheresse et présentant des caractères morphologiques et physiologiques très particuliers.

déshydrogénase. *n.* Enzyme arrachant de l'hydrogène à son substrat.

desmosome. *n.* Ultrastructure différenciée de la membrane plasmique augmentant l'adhésivité entre deux cellules voisines.

désoxycholate. *n.* Sel de l'acide désoxycholique, à noyau stéroïdique; présent dans la bile. Utilisé comme agent émulsifiant et, par conséquent, désorganisateur des structures membranaires partiellement lipidiques.

désoxyribose. *n.* Sucre en C_5 dont le carbone 2, voisin du groupe réducteur, porte 2 atomes d'H et pas de fonction alcool, ce qui lui confère des propriétés aldéhydiques nettes (recoloration du réactif de Schiff).

désoxyvirus. *n.* Virus dont l'acide nucléique est l'ADN.

desquamation. *n.* Chez les Vertébrés, renouvellement constant de l'épiderme, qui est éliminé sous forme de particules plus ou moins importantes.

desquamer. *v.* Pour « se desquamer ». Se résoudre en petites écailles, ou *squames,* comme la partie supérieure morte et kératinisée de l'épiderme pluristratifié.

détritique. *adj.* Se dit d'un matériel provenant d'une roche préexistante, soumise à l'érosion. Le matériel a été arraché sous forme de particules qui peuvent être de taille très variée.

détritivore. *adj.* Qualifie les animaux qui se nourrissent de matières organiques en décomposition. *Ex.* Hyènes, vautours...

deutérotoque. *adj.* Qualifie la parthénogenèse produisant des femelles et des mâles. *Ex.* Chez les pucerons et les daphnies.

dextrane. *n.* Polyholoside dont la molécule est formée de molécules de glucose α liées par leurs carbones 1 et 6, tandis que, dans l'amidon par exemple, la liaison est entre les carbones 1 et 4. Formé par des Bactéries, *Leuconostoc mesenteroides* surtout.

dextrine. *n.* Substance résultant de l'hydrolyse partielle de l'amidon, dont les chaînes moléculaires sont fragmentées. Les molécules plus courtes formées alors se colorent en rougeâtre par l'iode, à la différence de l'amidon, qui se colore en bleu. La suite de l'hydrolyse donne des dextrines à molécules plus petites, qui ne se colorent presque plus.

dextrogyre. *adj.* Qui dévie vers la droite le plan de polarisation de la lumière polarisée.

diachronies. *n.* Faits ou situations qui se déroulent durant la même période de temps.

diacinèse. *n.* Dernière phase de la prophase méiotique au cours de laquelle disparaît la membrane nucléaire.

diacytique. *adj.* **(stomate).** Accompagné de part et d'autre de deux cellules annexes dont les parois en contact sont perpendiculaires aux parois adjacentes des cellules stomatiques, qui délimitent l'ostiole.

diagenèse. *n.* Ensemble des processus physiques, biochimiques et physico-chimiques qui transforment un sédiment en une roche sédimentaire.

diagéotropisme. *n.* Mouvement de croissance d'un organe végétal effectué de manière à se placer parallèlement au sol, soit au-dessus, soit dans son sein. Il se manifeste alors une sorte d'équilibre entre les géotropismes positif et négatif.

diagramme. *n.* Figure schématique d'une coupe de fleur ou de bourgeon représentant les positions relatives des constituants. *Par ext.*, schéma de la ramification d'une pousse (diagramme de ramification).

dialyse. *n.* 1° Passage de molécules à travers les pores très fins d'un filtre convenable (membrane de cellophane) qui retient au contraire les macromolécules colloïdales et permet leur purification. 2° En tératologie végétale, séparation anormale de parties normalement soudées, comme les pétales d'une corolle gamopétale.

diapause. *n.* Arrêt du développement de l'œuf, de l'embryon, de la larve ou de l'imago chez les Insectes. Provoqué par des facteurs externes (photopériode, température), cet arrêt est sous la dépendance des hormones du cerveau.

diapédèse. *n.* Traversée de la paroi des capillaires par certains globules blancs.

diaphragme. *n.* Cloison musculaire séparant, chez les Mammifères, le thorax de l'abdomen et jouant un grand rôle dens la respiration.

diaphyse. *n.* Partie médiane étroite d'un os long.

diarthrose. *n.* Mode d'articulation de deux os qui leur laisse une certaine mobilité.

diaspore. *n.* Syn. de *graine.*

diastole. *n.* Phase de décontraction des oreillettes et des ventricules du cœur des Vertébrés.

dicaryon. *n.* Couple de noyaux dans certaines cellules de Champignons.

dichasium. *n.* Ensemble ramifié en sympode dans lequel deux bourgeons axillaires végétatifs floraux se sont développés en dessous de l'apex du rameau père, qui a lui-même formé une fleur ou s'est arrêté de croître. Si l'ensemble demeure à l'état végétatif, on parle aussi de *dichopode,* et la ramification est dite *pseudo-dichotome.*

diencéphale. *n.* Vésicule embryonnaire moyenne constitutive du cerveau des Vertébrés au niveau de laquelle se différencie l'hypothalamus, qui est en relation avec l'hypophyse. Ce complexe hypothalamo-hypophysaire commande ainsi la régulation de nombreuses fonctions : l'homéothermie, la reproduction, etc.

différenciation. *n.* Processus par lequel à partir d'éléments identiques apparaissent des structures spécialisées diverses, comme les organes de l'embryon à partir des blastomères issus de la segmentation de l'œuf, ou les feuilles et les bourgeons à partir des cellules de la pointe de la tige.

différenciation cellulaire. Phénomène histologique par lequel, au cours de l'*ontogenèse,* les cellules embryonnaires acquièrent leurs particularités propres. Ces cellules différenciées constitueront des tissus.

diffusion libre. Dispersion spontanée des molécules, ions ou micelles, pour occuper tout le volume de fluide qui leur est offert.

digestion extra-orale. Mode de digestion propre à certains organismes primitifs; l'animal commence par évacuer hors du tube digestif le suc, puis ingère dans un deuxième temps les produits de la digestion.

digitonine. *n.* Saponoside (hétéroside dont l'aglycone est une saponine) présent dans la digitale. Sert à la précipitation des stérols après saponification des graisses.

diglycéride. *n.* Lipide résultant de l'estérification de 2 des fonctions alcool du glycérol par des acides gras.

dihybridisme. *n.* Croisement entre deux parents que différencient deux caractères : cobaye noir à poils courts et cobaye blanc à poils longs.

dimorphisme. *n.* 1° Possibilité, pour un organe ou un organisme, de se présenter sous deux formes différentes. 2° *Dimorphisme sexuel :* cas dans lequel, indépendamment des caractères sexuels primaires, les individus mâles et les femelles peuvent être d'aspect bien différent.

dioïque. *adj.* **(plante).** Qui possède des pieds mâles et femelles séparés.

dipeptidase. *n.* Enzyme hydrolysant les dipeptides en deux acides aminés.

dipeptide. *n.* Substance formée de deux acides aminés liés par une liaison peptidique.

diplobiontique. *adj.* Qualifie le cycle d'un organisme dont la phase *diploïde* est prépondérante par rapport à la phase *haploïde* réduite. *Ex.* Cycle des Ciliés.

diploïde. *adj.* Qui possède un nombre de chromosomes double de celui des noyaux des gamètes. C'est le cas de l'œuf notamment.

diplotène. *n.* Stade de la prophase méiotique qui suit la phase pachytène et au cours de laquelle se forment les *chiasmas.*

discoblastique. *adj.* Syn. de *télolécithique.*

disque germinatif ou **cicatricule.** Zone germinative disposée à la partie supérieure du jaune de l'œuf des Oiseaux.

dissociation ionique. Clivage d'une partie au moins des molécules d'un corps en solution en ions de composition précise chargés les uns positivement, les autres négativement. Le corps est alors électrolyte : il laisse passer le courant électrique et les ions s'accumulent aux deux pôles, où ils se déchargent et réagissent éventuellement avec l'eau du solvant, l'air du milieu externe ou le métal des électrodes.

distique. *adj.* Disposé sur deux rangs. Les feuilles distiques sont également alternes (alternes-distiques), sauf dans certains cas rarissimes où elles sont opposées (mais non décussées).

diversivore. *adj.* Syn. d'*omnivore.*

DNA. Voir *acide désoxyribonucléique.*

dolichocéphale. *adj.* Qualifie un crâne allongé suivant son axe antéropostérieur (*indice céphalique* supérieur à 80).

dominant. *adj.* Qualifie le gène qui, dans un couple d'allèles, s'exprime chez les individus hétérozygotes.

donneur universel. Individu dont les globules rouges ne possèdent pas d'agglutinogène. Aucun sang ne pouvant en agglutiner les globules rouges, il peut être fourni au possesseur des autres groupes sanguins. Par contre il ne peut recevoir de sang que de son propre groupe.

dopamine. *n.* *Dihydroxyphénylalanine.* Précurseur de l'adrénaline. Utilisé dans le traitement de la maladie de Parkinson.

dormance. *n.* Arrêt de croissance et de développement d'un embryon ou d'un organe. Des atteintes naturelles ou expérimentales, mécaniques, physiques ou chimiques, permettent de « lever » cette dormance et le développement reprendra.

dorsifixe. *adj.* 1° Inséré sur le filet par le milieu de sa face dorsale (côté abaxial). 2° Dont l'anthère est ainsi insérée. *Ex.* Anthère ou étamine dorsifixes.

dose maximale admissible ou **D.M.A.** Quantité maximale de rayonnement radio-actif qui peut être absorbée sans danger par un sujet. *Ex.* 1,5 rem/an.

drastique. *adj.* Purgatif violent. *Par ext.* Qui manifeste une action quelconque de façon intense.

drépanocytanémie. *n.* Syn. *anémie falciforme.*

drépanocyte. *n.* Hématie anormale qui possède de l'*hémoglobine S* en forte proportion et dont la présence dans le sang provoque une *drépanocytanémie.*

drépanocytose. *n.* Syn. *anémie falciforme.*

drive. *n.* Syn. de *motivation.*

drupe. *n.* Fruit formé d'une partie charnue (pulpe) limitée extérieurement par une membrane assez consistante (« peau ») et entourant un ou plusieurs noyaux, qui abritent eux-mêmes une ou plusieurs graines chacun.

dryopithécienne. *adj.* Caractérise la dent des Primates inférieurs; le sillon de sa surface occlusale dessine un tracé en forme de Y.

duplication semi-conservative ou **répétition semi-conservative.** Phénomène biochimique au cours duquel une moitié de la molécule d'ADN reconstitue une autre moitié; la nouvelle molécule ainsi formée est alors constituée d'une moitié préexistante et d'une moitié néoformée.

duramen. *n.* Bois de cœur, ancien et non fonctionnel. Le plus dur de l'arbre. Par opposition à l'aubier.

dure-mère. *Méninge* externe, dure et fibreuse, protégeant le *névraxe* des Vertébrés.

dystrophe. *adj.* **(milieu).** Qui ne permet pas une bonne nutrition des êtres vivants qui l'occupent, notamment parce qu'il est trop acide et pas assez oxygéné.

E

eau de capillarité. Eau présente dans les plus fins capillaires du sol même lorsque celui-ci continue à perdre son eau par évaporation.

eau de gravité. Eau s'écoulant par l'effet de pesanteur dans un sol gorgé d'eau.

eau d'hydroscopicité. Eau résiduelle de tout sol, même apparemment sec; son taux est fonction de l'humidité atmosphérique.

ecdysis. *n.* Seconde étape de la mue des Crustacés durant laquelle l'animal quitte son exuvie.

ecdysone ou **hormone de mue.** Substance libérée par la glande ecdysiale des Insectes sous l'action du facteur cérébral et intervenant dans les phénomènes de mue. Interviendrait aussi dans le dépôt de certains pigments, les processus de régénération et, peut-être, dans la spermatogenèse de certains Lépidoptères.

échange génétique. Mécanisme correcteur qui permet de réparer les lésions existant dans l'ADN hybride au niveau des sites d'*hétérozygotie.*

écobuage. *n.* Enlèvement de l'humus d'un sol.

écocline. *n.* Syn. de *cline.*

écologie. *n.* 1° Étude des rapports entre les êtres vivants et le milieu où ils vivent. 2° Étude des conditions de vie dans un milieu donné (écologie des landes), ou des conditions de vie d'un être ou d'un groupe d'êtres donnés (écologie de la fougère-aigle, des plantes halophiles).

écologie médicale. Étude de la transmission des maladies parasitaires et de l'effet de certains facteurs du milieu sur la santé de l'homme.

écologie mésologique ou **factorielle.** Science traitant, d'une part, de l'étude du milieu et des facteurs le constituant et, d'autre part, de l'action de ces facteurs sur les êtres vivants.

écophase. *n.* Stade de vie d'un organisme. *Ex.* Larve ou adulte d'un Insecte.

écorce. *n.* En général, couche dure protectrice entourant un organe. Plus particulièrement, tissu entourant les éléments des tissus conducteurs (bois et liber) de la tige et de la racine. L'écorce des arbres,

susceptible de se séparer de diverses façons, est formée de tissus secondaires repoussés par l'activité d'une assise génératrice plus interne, et qui fournira des tissus susceptibles d'être rejetés à leur tour. Une telle écorce est un *rhytidome*.

écosphère. *n.* Syn. de *biosphère*.

écotone. *n.* Zone de contact entre deux *biocénoses* adjacentes. Cette limite est très souvent peu tranchée et présente des gradients écologiques.

écotype. *n.* Forme physiologique d'une espèce présentant des exigences écologiques particulières.

ectoderme. *n.* Feuillet cellulaire externe de l'embryon dont dérivent le système nerveux, les organes des sens, l'épiderme et les glandes cutanées.

ectoparasite. *n.* Parasite vivant au contact de son hôte, mais aussi dans le milieu externe. *Ex.* Un pou ou une puce.

ectophylle. *n.* Feuillet le plus externe du germe diblastique d'un Oiseau p. ex.

effet de groupe. Apparition chez les individus d'une même espèce, de formes, ou « phases », présentant des caractères morphologiques, anatomiques et physiologiques différents selon que ces organismes ont évolué isolément ou en groupe. *Ex.* Le criquet « solitaire » se distingue du criquet « grégaire » par la couleur de son tégument et la forme de son *pronotum*.

effet de masse. Effet dû au surpeuplement d'une espèce qui se traduit par une diminution de la fécondité et par des réactions de cannibalisme. Il assure ainsi une régulation de la population dans un milieu donné.

effet Pasteur. Intensification des échanges respiratoires qui intervient avec la baisse de la quantité d'oxygène disponible.

efficacité écologique. Rendement d'un niveau trophique au niveau trophique immédiatement supérieur.

efficacité photosynthétique. Critère d'évaluation d'un rendement écologique défini par le rapport de la *productivité nette* sur la lumière totale.

efficience écologique. Capacité de production d'une chaîne alimentaire.

élastine ou **réticuline.** *n.* Substance de texture fibrillaire constitutive de certains tissus conjonctifs.

électrocardiogramme. *n.* Courbe d'enregistrement de l'activité électrique du *myocarde*.

électroencéphalogramme. *n.* Enregistrement graphique des potentiels électriques des neurones cervicaux, potentiels qui déterminent l'état physiologique de la masse céphalique.

électron. *n.* Particule pesante et chargée négativement, présente en nombre déterminé à la périphérie des atomes. Les électrons sont localisés suivant des couches concentriques et peuvent passer des unes aux autres dans certaines circonstances.

électro-osmose. *n.* Déplacement d'un liquide sur un support (papier-filtre) ou à travers une membrane, sous l'effet d'un champ électrique.

électrophorèse. *n.* Procédé de séparation des éléments d'un mélange de substances organiques. Placés dans un champ électrique, au sein d'un solvant conducteur, les éléments migrent plus ou moins vers l'un ou l'autre pôle suivant l'existence, le signe et l'intensité de leur charge.

électrophysiologie. *n.* Domaine de la physiologie étudiant les phénomènes électriques du fonctionnement des organes et des cellules, nerveuses et musculaires en particulier.

éluant. *n.* Solvant utilisé pour détacher des substances préalablement retenues par une colonne de chromatographie. Ces substances sont éluées lors de l'élution.

email. *n.* Substance calcifiée recouvrant les dents des Mammifères, sécrétée par des cellules spéciales : les adamantoblastes.

embryon. *n.* Nom donné au produit du développement de l'œuf entre le moment où il commence sa segmentation et celui où il se dégage des enveloppes vitellines. *Spécialt.* Chez l'homme, désigne l'organisme résultant de la conception, jusqu'à la fin du deuxième mois de la grossesse.

embryon adventif. Embryon formé par des cellules du nucelle de l'ovule et qui pénètre dans le sac embryonnaire et y évolue comme un embryon normal. Des embryons adventifs s'obtiennent artificiellement sur de nombreuses cultures de tissus ou d'organes végétaux.

embryologie. *n.* Étude de la formation des êtres vivants à partir de leurs œufs, et éventuellement de leurs autres germes.

embryopathie. *n.* Maladie acquise au cours du développement de l'embryon : cas du développement anormal de l'embryon quand la mère est atteinte par la rubéole p. ex.

émulsion. *n.* Suspension de gouttelettes liquides non miscibles dans un milieu liquide.

enchondral. *adj.* Qualifie l'ossification qui donne naissance aux os profonds, à partir du tissu conjonctif qui a remplacé le tissu cartilagineux.

encyclopédistes. *n.* Nom donné aux auteurs qui, sous la direction de Diderot, écrivirent la Grande Encyclopédie du XVIII[e] siècle.

endarche. *adj.* Qui se différencie à partir de l'intérieur et dont les éléments les plus jeunes sont donc externes. Se dit d'un faisceau de bois et accessoirement de liber.

endémisme. *n.* Possession par un taxon d'une aire nettement délimitée. Existence dans un lieu donné de taxons qui y sont inféodés. *Adj.* Endémique.

endocardite. *n.* Inflammation de la tunique interne du cœur (endocarde). Généralement due à un streptocoque, elle présente différentes formes dont la plus grave est l'endocardite maligne ou maladie d'Osler.

endocrine. *adj.* Qui présente une ou plusieurs sécrétions internes hormonales. *Ex.* Glande endocrine.

endocrinien. *adj.* Qui concerne les sécrétions internes hormonales. *Ex.* Corrélations endocriniennes.

endocytose. *n.* Absorption d'un élément figuré du milieu externe par une cellule dans une dépression de sa membrane cytoplasmique, qui se détache dans le cytoplasme et y devient une vacuole ou vésicule, avec « cicatrisation » de la membrane cytoplasmique au point de séparation.

endoderme. *n.* 1° Assise de cellules entourant le cylindre central de la racine et de quelques rares tiges. Chaque cellule de l'endoderme possède un cadre lignifié. 2° Feuillet cellulaire interne de l'embryon dont dérivent le tube digestif et ses glandes annexes ainsi que l'appareil pulmonaire.

endogamie. *n.* Organisation de certaines tribus qui oblige leurs membres à contracter mariage à l'intérieur de la tribu, ce qui provoque souvent des anomalies au cours des générations.

endogène. *adj.* Qui apparaît ou existe à l'intérieur d'une structure préexistante.

endolymphe. *n.* Liquide baignant le *saccule* de l'oreille interne des Vertébrés.

endomètre ou **muqueuse utérine.** Paroi interne de la cavité utérine des Mammifères, constituée d'un tissu épithélial doublé d'un tissu conjonctif.

endopeptidase. *n.* Enzyme rompant les liaisons peptidiques au sein de la chaîne d'acides aminés.

endosperme. *n.* Tissu haploïde des Gymnospermes formé dans l'ovule à partir d'une cellule ayant subi la réduction chromatique. Forme la partie non sexualisée du gamétophyte, ou prothalle femelle. Sert de nourriture à l'embryon. Ne pas confondre avec l'albumen, qui, lui, est triploïde et résulte de la prolifération du produit de la fécondation d'un couple de noyaux du sac embryonnaire par un gamète mâle.

endostyle. *n.* Profonde gouttière ciliée, largement ouverte, qui parcourt l'axe médio-ventral du pharynx des Urocordés et des Céphalocordés. Elle sécrète en permanence un film de mucus enveloppant les particules alimentaires retenues par le pharynx.

endothécium. *n.* Assise mécanique d'un sporange (sac pollinique) formée par la couche sous-épidermique (l'exothécium étant épidermique et n'existant probablement pas chez les Angiospermes).

endothélioblastème. *n.* Amas de cellules mésenchymateuses de l'embryon des Vertébrés conduisant à la formation des ébauches du cœur, des artères et des veines principales.

endothélium. *n.* Tissu animal formé d'une seule couche de cellules aplaties et limitant la cavité d'un organe. Syn. d'*épithélium pavimenteux simple* ou *unistratifié*.

énergide. *n.* Unité formée par un noyau et le cytoplasme qui l'entoure et appartenant à un territoire plurinucléé. *Ex.* Vitellophages des œufs des Insectes.

entéléchie. *n.* Cause de la réalisation, lors du développement, d'un organisme de forme déterminée. C'est l'information agissante détenue par son germe.

entérovirus. *n.* Virus de l'intestin de l'homme et des animaux dont le plus connu est le *poliovirus* qui provoque la *poliomyélite* ou maladie de Heine-Medin.

entoblaste. *n.* Feuillet interne de la gastrula qui donnera le tube digestif et ses glandes annexes, l'appareil respiratoire et les dérivés pharyngiens (thyroïde, parathyroïde, thymus, etc.).

entomofaune. *n.* Faune des Insectes d'un milieu donné.

entomogame ou **entomophile.** *adj.* Dont la pollinisation est effectuée par les Insectes.

entomophage. *adj.* Qualifie un organisme qui se nourrit d'Insectes.

entophylle. *n.* Feuillet le plus interne du germe diblastique d'un Oiseau p. ex.

enzyme. *n.* Molécule protéique permettant la réalisation, dans un organisme, de réactions chimiques (synthèses ou dégradations) qui n'auraient pas lieu spontanément dans les conditions propres à cet organisme.

enzyme « branchante ». Qui permet la fixation d'une molécule de glucose sur le carbone 6 d'une autre molécule de glucose engagée dans une chaîne d'amylopectine, et entame la ramification *(branching)* de celle-ci.

éosine. *n.* Colorant acide rouge. Utilisé pour la coloration de fond du cytoplasme.

éphémérophyte. *n.* Plante introduite accidentellement en un endroit et ne s'y maintenant pas.

épiaison. *n.* Apparition des épis. Floraison des plantes à épis (Graminées).

épiblaste. *n.* Tissu embryonnaire qui donnera l'épiderme.

épibolie. *n.* Mouvement d'étalement dû surtout à une multiplication cellulaire de l'ectoderme présomptif qui recouvre alors le mésoderme et l'endoderme.

épibranchial. *n.* Deuxième des quatre os disposés dorso-ventralement qui constituent l'arc branchial des Poissons.

épicontinentale. *adj.* **(zone).** Marge marine à très faible profondeur d'eau, en bordure du continent.

épiderme. *n.* Couche protectrice externe des végétaux et des animaux. Chez ces derniers, il est composé d'un épithélium simple (Invertébrés) ou d'un épithélium stratifié (Vertébrés).

épididyme. *n.* Portion glandulaire du *canal déférent* coiffant le testicule des Vertébrés amniotes.

épigenèse. *n.* Doctrine suivant laquelle l'organisation apparaît progressivement par différenciation du germe qui croît, et non par simple augmentation de taille d'un germe déjà organisé comme l'adulte (voir *préformationnisme*).

épigénétique. *adj.* Qui se développe par épigenèse.

épilimnion. *n.* Zone superficielle d'un lac ou d'un étang dont la température, en été, est supérieure à 4 °C.

épineurien. *adj.* Qualifie un organisme dont le système nerveux est dorsal par rapport au tube digestif. *Ex.* Les Vertébrés.

épiphyse. *n.* 1° Partie terminale renflée d'un os long. 2° Évagination dorsale impaire de l'*épithalamus* des Vertébrés correspondant à un organe photorécepteur rudimentaire chez les anamniotes, et fonctionnant, chez les amniotes, comme une glande intervenant dans les fonctions de reproduction. Syn. d'*organe pinéal.*

épiphyte. *adj.* Qui vit sur d'autres plantes, sans en être parasite.

épirogenèse. *n.* Phase qui suit un plissement et aboutit à la formation d'une chaîne de montagne.

épisome sexuel. Nom donné parfois au *facteur F* des Bactéries.

épistémologie. *n.* Étude des sciences en rapport avec la valeur qu'elles ont toutes pour l'esprit humain.

épithalamus. *n.* Toit du *diencéphale* des Vertébrés comportant notamment les *ganglions de l'habenula* fonctionnant comme centres de corrélation olfactive.

épithélioma. *n.* Tumeur bénigne de la peau.

épithélium. *n.* Tissu en forme de membrane formée d'une ou plusieurs couches de cellules limitant des organes ou des cavités de ceux-ci.

épitoquie. *n.* Modification liée à la maturité sexuelle se traduisant par le passage d'une forme benthique *Nereis*, p. ex., à une forme pélagique nageuse *Heteronereis* permettant la fécondation à la surface de l'eau.

épitrichium. *n.* Nom donné au *périderme* embryonnaire des Vertébrés qui recouvre longtemps les poils en formation.

éponyme. *adj.* Qui donne son nom.

équilibre dynamique. Situation stable d'un système dont les éléments sont pourtant en transformations continuelles (les unes restituent ce que les autres font disparaître), ou qui reçoit constamment de quoi compenser les pertes qu'il subit.

équitabilité. *n.* En écologie, nombre d'individus par espèces et par unité de surface.

ergastoplasme. Voir *réticulum endoplasmique.*

ergonomie. *n.* Science qui étudie le travail sous ses différents aspects physiologique, économique, législatif, etc.

ergostérol. *n.* Provitamine D, extrêmement répandue dans le régne végétal, particulièrement dans la Levure.

érythrocyte. *n.* Syn. de *globule rouge.*

érythromycine. *n.* Antibiotique inhibiteur des synthèses protéiques mitochondriales, utilisé en génétique pour étudier une résistance à l'hérédité cytoplasmique chez les Levures.

érythrophore. *n.* Cellule dermique spécialisée des *poïkilothermes ;* contient des granules pigmentées appelées *ptérinosomes.*

espace de Disse. Espace séparant les cellules hépatiques des capillaires sanguins du foie.

espèce. *n.* Ensemble des individus possédant des caractères morphologiques, anatomiques, chromosomiques et biochimiques identiques et susceptibles de donner une descendance féconde.

ester ou **éther-sel.** Composé organique résultant de l'union, avec élimination d'eau, d'un acide organique (R—COOH) et d'un alcool (R'—OH) : R—CO—O—R'.

estivation. *n.* Période pendant laquelle certains animaux, tel le crapaud, entrent en léthargie par suite des fortes chaleurs de l'été.

étage. *n.* 1° En géologie, désigne une subdivision du temps géologique ; tous les étages n'ont pas la même durée. 2° Désigne une zonation verticale. *Ex.* Étage collinéen, alpin...

étamine. *n.* Pièce mâle d'une fleur, productrice de pollen. Comme toutes les autres pièces florales, les étamines sont homologues de feuilles végétatives. Elles comportent fondamentalement quatre sacs polliniques parallèles, deux de chaque côté, qui confluent en deux loges polliniques. En général, ces dernières s'ouvrent chacune longitudinalement par une fente située entre les deux sacs de chaque couple.

ethnologie. *n.* Étude du comportement des groupes humains, en particulier de ceux qui sont dits « primitifs ».

éthogramme. *n.* Enregistrement d'une séquence comportementale chez les animaux.

étiologie. *n.* Partie de la science qui traite des causes des maladies.

étrier. *n.* Chez les Mammifères, dernier des trois os de l'oreille moyenne qui relient la membrane du tympan à la fenêtre ovale de la capsule otique.

eucaryote. *n.* Organisme dont les cellules possèdent un vrai noyau (*ex.* végétaux verts et animaux).

eugénique ou **eugénisme.** *n.* Science qui étudie les situations nécessaires au maintien de l'espèce humaine dans les meilleures conditions possibles.

euryhalin. *n.* Qui supporte de larges variations de la concentration de sel dans le milieu où il vit.

euryphage. *adj.* Syn. de *polyphage.*

eurytherme. *adj.* Qui supporte de larges variations de température.

eutrophe. *adj.* **(milieu).** Riche en éléments nutritifs, mais insuffisamment oxygéné.

eutrophisation. *n.* Enrichissement naturel en matières organiques et minérales d'un milieu. *Ex.* Eutrophisation d'un lac.

évagination. *n.* 1° Dilatation localisée d'une structure laminaire conduisant à une poche qui fait protrusion vers l'extérieur. 2° Cette poche elle-même.

évapotranspiration. *n.* Somme de l'évaporation du sol et de la transpiration des plantes d'un *écosystème.*

évolutionnisme. *n.* Théorie selon laquelle les espèces animales et végétales actuelles dérivent d'espèces éteintes. Les formes complexes proviendraient de formes plus simples selon des mécanismes qui ont fait l'objet de nombreuses controverses (lamarckisme, darwinisme, etc.).

exarche. *adj.* Qui se différencie à partir de l'extérieur, ses éléments les plus jeunes étant internes. Se dit d'un faisceau de bois, et accessoirement du liber.

exergonique. *adj.* **(réaction).** Qui fournit de l'énergie susceptible, chez les êtres vivants, d'être dépensée en chaleur ou mise en réserve par la synthèse de composés phosphorés (acide adénosine-triphosphorique), qui est, elle, *endergonique* (nécessite de l'énergie). La décomposition de ces composés permettra plus tard la récupération de l'énergie emmagasinée.

exocrine. *adj.* Qui sécrète un ou des produits issus de son activité dans le milieu extérieur (y compris l'appareil digestif) et non dans le sang (milieu intérieur).

exocytose. *n.* Rejet par une cellule du contenu d'une vacuole, ou vésicule, de son cytoplasme. Celle-ci vient s'unir à la membrane cytoplasmique et la zone d'union se perfore : la paroi de la vésicule s'intègre à la membrane et son contenu est expulsé.

exogène. *adj.* Qui apparaît ou existe extérieurement à une structure préexistante.

exopeptidase. *n.* Enzyme détachant les acides aminés un par un en commençant par l'une des extrémités (à fonction $—NH_2$ libre : « N-terminale », ou à fonction —COOH libre : « C-terminale ») de la chaîne peptidique.

explant. *n.* Portion d'un organisme séparée et mise en culture *in vitro.*

extensif. *adj.* Qualifie l'appareil radiculaire de certaines plantes (*ex.* les *Sedum*) dont le développement est limité à une seule direction de l'espace.

exuvie. *n.* Cuticule abandonnée par un animal lors de la mue.

F

facial. *n.* Septième paire de nerfs crâniens des Vertébrés innervant la musculature superficielle de la face et responsable de la mimique.

faciès. *n.* Ensemble des caractères liés à la nature et la composition d'une roche ainsi qu'à la faune et la flore fossiles qu'elle renferme.

facteur F. Segment d'ADN, soit libre, soit intégré à un chromosome, et qui particularise les Bactéries.

facteurs biotiques. Facteurs liés à la présence des êtres vivants dans un *biotope* donné.

facteurs écologiques. Caractères de l'habitat, ou *biotope,* ayant une action directe sur les êtres vivants. *Ex.* Température, lumière, etc.

faisceaux ascendants. Faisceaux de fibres nerveuses conduisant l'influx nerveux vers les centres supérieurs.

faisceaux descendants. Faisceaux de fibres nerveuses conduisant l'influx nerveux des centres supérieurs vers des centres inférieurs.

faisceau de His. Élément du *tissu nodal* situé dans la cloison interventriculaire du cœur des Oiseaux et des Mammifères et transmettant l'excitation du *nœud d'Aschoff-Tawara* aux ventricules.

faisceau libéro-ligneux. Ensemble constitué par un faisceau libérien et un faisceau ligneux. Les *faisceaux libériens,* formés de vaisseaux eux-mêmes constitués de cellules vivantes disposées bout à bout, conduisent surtout la sève élaborée, qui vient des feuilles et s'est enrichie en sucres formés à partir du gaz carbonique fixé par photosynthèse. Les *faisceaux ligneux* sont surtout formés de vaisseaux de bois, constitués de cellules mortes réduites à leurs parois lignifiées, disposées bout à bout, avec de grandes perforations dans leurs parois transversales. Ils conduisent surtout l'eau et les sels minéraux absorbés par les racines.

falun. *n.* Dépôt calcaire riche en débris coquilliers. *Ex.* Faluns de Touraine (Miocène).

famille. *n.* Ensemble de genres ayant en commun certains caractères morphologiques. *Ex.* Les Félidés constituent une famille comportant, notamment, le lion, le léopard, le tigre, etc.

fanaison permanente (point de). Concentration d'eau pour laquelle, dans un milieu donné, le feuillage de la plante se fane en partie et ne peut plus revenir à son état normal une fois mis en atmosphère humide. Syn. de *flétrissement permanent.*

« fast-green ». Colorant acide, vert, pris par le cytoplasme. En français, *vert lumière.*

fausse cloison. Lame qui sépare des loges dans divers ovaires, mais non formée par les parois des carpelles eux-mêmes, et ne portant par conséquent pas d'ovules sur ses bords. Présente par exemple dans les ovaires des Crucifères.

faux opercule. Repli cutané recouvrant les branchies des Poissons Holocéphales.

fèces. *n.* Nom donné aux excréments d'un animal.

fécondation. *n.* 1° Union de deux gamètes haploïdes mâle et femelle. 2° Arrivée d'une structure destinée à produire des gamètes mâles sur les structures contenant les gamètes femelles (fécondation du pistil par le pollen). 3° Rapprochement des sexes (fécondation de la femelle par le mâle).

fenestré. *adj.* **(capillaire).** Qualifie un capillaire dont le revêtement endothélial est perforé dans les régions les plus minces. *Ex.* Capillaires du rein des Mammifères.

fente operculaire ou **ouïe.** Ouverture postérieure de la chambre branchiale des Poissons Ostéichthyens permettant l'expulsion de l'eau.

ferment. *n.* Produit causant la fermentation d'un milieu organique. En général, il s'agit d'un être vivant (Levure, Bactérie). Parfois syn. d'*enzyme*.

fermentation butylique. Variante de fermentation butyrique due à des *Clostridium,* et par l'effet de laquelle apparaît de l'alcool butylique en plus de l'acide butyrique.

fermentation butyrique. Fermentation bactérienne produisant de l'acide butyrique, $H_3C—(CH_2)_2—COOH$, par dégradation des sucres et polyosides. Due à des *Clostridium,* anaérobies.

fermentation méthanique. Fermentation bactérienne produisant, par hydrogénation du CO_2 et du méthane, CH_2, dont la combustion donne lieu aux feux follets.

ferricyanure. *n.* Sel de l'acide ferricyanhydrique $H_3Fe(CN)_6$. Les ferricyanures ne sont pas toxiques; ils apparaissent par oxydation des ferrocyanures. Le ferricyanure de K est soluble et rouge.

ferrocyanure. *n.* Sel de l'acide ferrocyanhydrique $H_4Fe(CN)_6$. Les ferrocyanures ne sont pas toxiques, à la différence des cyanures, sels de l'acide cyanhydrique HCN; ils apparaissent par réduction des ferricyanures. Le ferrocyanure de K est soluble et jaune.

fessier. *n.* Muscle qui constitue la fesse des Primates. Épais et quadrilatère, il s'insère plus particulièrement sur la crête iliaque, le bord du sacrum et le fémur, et joue un rôle important dans la station bipède.

feuille. *n.* Appendice, ou phyllome, de la tige des Cormophytes, en principe chlorophyllien et dépourvu de spores. Sinon, devient une sporophylle ou une pièce florale (étamine ou carpelle). Dans sa forme typique chlorophyllienne, c'est la feuille végétative.

feuille axillante. Feuille dont l'aisselle abrite un rameau ou un pédoncule inflorescentiel ou floral.

feuille primaire, primordiale ou **juvénile.** L'une des premières feuilles apparaissant, chez les Mousses. sur le « bourgeon » formé par le protonéma ou formées par la tige lors de la germination chez les plantes à graines.

feuille primordiale. Voir *feuille primaire.*

feuillet germinatif. *n.* L'une des trois nappes cellulaires superposées, formées par division de l'œuf et à partir desquelles se différencieront de façon déterminée les divers organes de l'embryon.

feulgen + ou **feulgen positif.** Qui se colore en rouge par la *réaction de Feulgen,* et contient donc de l'ADN.

fibre adrénergique. Fibre nerveuse sympathique dont l'excitation provoque la libération de *noradrénaline.*

fibre cholinergique. Fibre nerveuse parasympathique dont l'excitation provoque la libération d'*acétylcholine.*

fibre musculaire. Cellule musculaire spécialisée dans sa fonction de contractilité. Elle est allongée en fuseau dans le sens de la contraction et son cytoplasme est différencié en *myofibrilles* constituées de protéines contractiles disposées en *myofilaments* parallèles.

fibre nerveuse. Axone d'un neurone, jadis considéré comme ne dépendant pas d'une cellule.

fibres de Sharpey. Fibres de *collagène,* qui servent à ancrer le *périoste* à l'os sous-jacent.

fibrinogène. *n.* Protéine fibrillaire constitutive du plasma sanguin se transformant en fibrine lors de la coagulation du sang.

fibroblaste. *n.* Élément cellulaire constitutif du tissu conjonctif banal.

fibrome. *n.* Tumeur bénigne virale localisée; apparaît chez de nombreux Mammifères.

fibulaire. *n.* Os court externe du *basipode* du membre chiridien.

fièvre typhoïde. Terme désignant un ensemble d'affections graves qui comprend la typhoïde et les paratyphoïdes, maladies bacillaires caractérisées par une température élevée, de violents maux de tête et de la diarrhée.

figure myélinique. Masse lipidique présente dans une vacuole autophagique des cellules et ressemblant par ses striations concentriques à une coupe dans la gaine de myéline d'un neurone. Provient du remaniement de membranes diverses emprisonnées dans la vacuole.

filariose. *n.* Syn. d'*onchocercose.*

filet. *n.* Élément inférieur de l'étamine, généralement allongé, portant l'anthère.

fish-call. *n.* Cri que poussent les parents chez les sternes (Oiseaux) lorsqu'ils reviennent de la pêche.

fission ou **scissiparité** ou **fragmentation.** *n.* Mode de reproduction asexuée des organismes par lequel un individu se scinde en deux, chaque moitié reconstituant la partie manquante.

fissure hippocampienne. Repli de l'*archipallium* du *télencéphale* des Mammifères constitué par une zone interne, le *gyrus dentatus,* et une zone externe, la *corne d'Ammon* ou cortex hippocampien.

fixation. *n.* Traitement d'un échantillon organique par une préparation destinée à le tuer tout en conservant les caractères morphologiques, et éventuellement les aptitudes enzymatiques de ses constituants cellulaires et inertes. En fait, seuls certains d'entre eux peuvent être bien préservés par une fixation donnée. La fixation permet l'étude cytologique et cytochimique de la préparation.

fixisme. *n.* Syn. de *créationisme.*

flagelle. *n.* Organite contractile de cellules mobiles, comme les spermatozoïdes p. ex.

Flemming (méthode de). Technique histologique de fixation, par un mélange d'acide osmique, d'acide chromique et d'acide acétique, suivie de coloration par la safranine (le noyau est rouge) et un colorant de fond.

fleur. *n.* Groupe de phyllomes (pièces du type des feuilles) sexués ou non, portés par un axe peu allongé, l'ensemble ayant l'aspect d'un bourgeon. Si la fleur est réduite à des phyllomes fertiles (étamines et/ou carpelles) disposés en spirale ou en verticille (s), elle est nue (ou apérianthée, ou achlamydée). Cependant, elle comporte souvent, en dessous des phyllomes fertiles, des phyllomes stériles (sépales verts à l'extérieur, pétales colorés à l'intérieur) formant le périanthe, qui protège les pièces sexuelles et attire les Insectes pollinisateurs. Toutes les pièces de la fleur sont portées par l'axe floral, mais des déformations de celui-ci et des soudures des pièces entre elles et avec l'axe rendent souvent la reconnaissance des rapports fondamentaux entre les éléments très difficile.

« fleurs d'eau ». Amas superficiel d'Algues dû à la prolifération saisonnière de ces organismes.

flocculus. *n.* Syn. de *glomérule de Malpighi.*

floculation. *n.* Précipitation d'un colloïde précédemment en solution, en particulier par modification du pH.

floricole. *adj.* Organisme qui vit dans les fleurs.

fluorescence. *n.* Émission par une substance éclairée sous une certaine longueur d'onde d'une lumière de longueur d'onde supérieure.

fluorine. *n.* Fluorure de calcium CaF_2. C'est un minéral appelé aussi *spath-fluor.* Incolore, il réfléchit une lumière bleuâtre si on l'éclaire : il est fluorescent.

flux osmotique. Courant de solvant entre deux milieux séparés par une membrane, déterminé par la différence de pression osmotique entre eux, et tendant à égaliser ces deux pressions.

focaliser. *v.* Concentrer les rayons lumineux ou électroniques en une zone étroite, ou *foyer.*

fœtopathie. *n.* Maladie acquise par le fœtus au cours de son développement. *Ex.* La syphilis congénitale.

fœtus. *n.* 1° Produit du développement de l'œuf qui montre déjà tous les caractères de l'espèce. 2° Désigne aussi l'organisme humain à partir du troisième mois de grossesse.

foie. *n.* Glande digestive des Vertébrés. Outre sa fonction excrétrice de bile (qui participe à la digestion des lipides), il synthétise le glycogène et les lipoprotéines plasmatiques.

foliole. *n.* Division de premier ordre d'une feuille composée. La foliole peut elle-même être simple ou composée de diverses manières. Le terme s'utilise surtout si l'élément considéré n'est pas découpé; chez les Fougères il peut s'employer pour désigner les pinnules de premier ordre.

follicule. *n.* Fruit sec et déhiscent, à plusieurs graines, formé par la transformation d'un carpelle et s'ouvrant par une fente à l'endroit de la suture des marges carpellaires, donc ventralement. S'il s'ouvre aussi dorsalement, on a alors une gousse, ou légume. Si la fleur comporte plusieurs carpelles libres pluriovulés, elle peut donner autant de follicules.

follicule de de Graaf. Structure entourée de deux thèques et constituée de cellules folliculeuses disposées autour du gamète femelle ou ovocyte. A maturité, ce follicule se caractérise par la masse énorme de sa *granulosa* et par sa cavité ou *antrum.*

folliculo-stimulating-hormone ou **F.S.H.** Hormone sécrétée par l'antehypophyse et provoquant le développement des *follicules de de Graaf* et la sécrétion des œstrogènes.

fonction glycogénique du foie. Fonction du foie dans laquelle celui-ci stocke sous forme de glycogène le glucose provenant des aliments, ou inversement le libère pour pourvoir aux besoins des cellules de l'organisme, de manière que la concentration en glucose du sang soit maintenue stable.

fongicide. *n.* Substance chimique détruisant les Champignons.

foramen magnum. Syn. de *trou occipital.*

foramen ovale. Syn. de *trou de Botal.*

forêt mixte. Forêt constituée de Feuillus et de Conifères.

formation. *n.* Terme de phytosociologie qui désigne des groupes d'associations réunissant eux-mêmes des *sociations.*

fossettes faciales. Organes thermo-sensibles permettant la détection, chez les serpents Crotalinés, de certaines proies telles que des Vertébrés à sang chaud (Oiseaux, Mammifères).

fossile. *n.* 1° Reste d'organisme, complet ou fragmentaire, trouvé dans les roches. 2° Plus généralement, toute trace d'activité due à des êtres vivants, et conservée dans les formations géologiques.

fossile de corrélation. Fossile utilisé pour faire des comparaisons entre des localités éloignées; Permet ainsi de tirer des conclusions d'ordre biogéographique.

fossile de faciès. Fossile caractéristique d'un milieu, d'un biotope donné; les fossiles de faciès sont donc des indicateurs écologiques. *Ex.* Les coraux sont des indicateurs de mer chaude.

fossile stratigraphique. Fossile-repère, à partir duquel on peut donner un âge relatif à une formation géologique. Syn. de *fossile caractéristique*.

fossilisation. *n.* Conservation dans un sédiment des restes d'organismes ou des traces de leur activité. Elle nécessite un enfouissement très rapide après la mort.

fragmentation. *n.* Syn. de *fission* et de *scissiparité*.

free-martin. Génisse stérile appartenant à un couple de jumeaux de sexes différents. Il s'agit en réalité d'un veau intersexué possédant des testicules associés à des ovaires rudimentaires. Ce phénomène s'explique par la communication des circulations sanguines placentaires entre les deux fœtus.

freeze-etching. *n.* Technique dans laquelle un échantillon organique est d'abord congelé profondément *(to freeze)*, puis sectionné avec un microtome. Placé alors dans le vide, l'eau des structures proches de la surface se sublime, ce qui entraîne une sorte de gravure *(etching)* au niveau de celle-ci. Une « réplique » (moulage) métallique en est alors prise, puis observée au microscope électronique.

frondicole. *adj.* Organisme vivant sur les feuilles des arbres, arbustes, etc.

frottis. *n.* Préparation microscopique s'obtenant en étalant rapidement un liquide organique contenant divers éléments cellulaires libres, qui se trouveront disposés sans superposition sur la lame porte-objet. Le simple séchage rapide ou un liquide approprié après séchage fixera ces éléments qu'on pourra ensuite colorer et examiner. C'est la méthode essentielle de l'examen du sang.

frugivore. *adj.* Qui mange des fruits.

fruit. *n.* Élément provenant de la transformation du gynécée et contenant la ou les graines destinées à assurer la propagation de l'espèce. Les carpelles séparés d'une même fleur peuvent donner des formations qui, prises dans leur ensemble, sont appelées *fruit multiple* ou qui sont considérées chacune comme un fruit. On distingue des *fruits charnus,* dont la paroi (péricarpe) est gorgée d'eau dans sa couche moyenne (mésocarpe) et qui ne sont généralement pas déhiscents, et des *fruits secs,* dont la paroi (péricarpe) est ordinairement sèche et lignifiée. Les *fruits composés* correspondent au rapprochement de nombreux fruits de fleurs distinctes, comme la mûre du mûrier.

frustration. *n.* État d'un animal dont une tendance naturelle ne peut être satisfaite.

frustule. *n.* Chez les Diatomées, sorte de boîte siliceuse sécrétée par l'appareil de Golgi de la cellule et dans laquelle cette dernière se trouve contenue.

F.S.H. Voir *folliculo-stimulating-hormone*.

furanne. *n.* Substance organique ternaire dont la molécule comporte un cycle à 4 atomes de C et 1 d'oxygène, avec deux doubles liaisons. Ce cycle se retrouve chez divers oses (furannoses), mais sans double liaison.

fuseau. *n.* (ou *fuseau achromatique,* car il ne prend pas les colorants). Structure protéique transitoire qui se forme au moment de la division du noyau des cellules et qui permet, par un processus mal connu, le mouvement des chromosomes nécessaires à la constitution des noyaux des deux cellules filles.

fuseau neuro-musculaire. Corpuscule encapsulé sensible à la contraction musculaire et formé par une terminaison nerveuse qui s'enroule en spirale autour de fibres musculaires partiellement modifiées.

fuseau neuro-tendineux. Corpuscule formé par une terminaison nerveuse venant en contact avec des fibres tendineuses.

G

gaine. *n.* 1° Enveloppe épaisse de diverses Bactéries et Cyanophycées. 2° Portion inférieure d'une feuille, insérée sur la tige, et se continuant au-dessus par le pétiole. La gaine, très développée (Ombellifères, Graminées) ou fort réduite, porte les stipules, de part et d'autre de la région inférieure du pétiole. 3° Parfois, formation cylindrique entourant la tige et correspondant à l'union de plusieurs feuilles verticillées (Prêles).

gaine de myéline. Enveloppe interne de myéline (lipide complexe), entourant l'axone des fibres nerveuses.

gaine de Schwann. Enveloppe externe formée de cellules aplaties entourant les fibres nerveuses et élaborée par la gaine de myéline.

galactanes. *n.* Polymères du galactose (sucre à six atomes de carbone).

galactosémie congénitale du nouveau-né. Maladie métabolique héréditaire qui se traduit par des troubles digestifs à l'ingestion du galactose et qui peut entraîner une arriération mentale et un retard de croissance.

galet aménagé. Pierre manufacturée selon différents procédés (taille, retouche...), caractérisant les civilisations préhistoriques au cours desquelles elle était fabriquée.

galle ou **cécidie.** *n.* Production de forme définie, déterminée par un Champignon, ou par la piqûre d'un Insecte (qui pond en un point déterminé de la plante), et qui abritera dans ce dernier cas la ponte et les larves.

gallicole. *adj.* Qualifie un organisme habitant dans une *galle*.

gamètes. *n.* Cellules reproductrices mâles ou femelles contenant seulement *n* chromosomes (nombre *haploïde*), soit la moitié du nombre présent dans toutes les autres cellules de l'organisme animal ou du sporophyte végétal (2*n*, ou nombre *diploïde*).

gamétogamie. *n.* Fécondation mettant en cause des gamètes.

gamétogenèse. *n.* Formation des cellules sexuelles, ou *gamètes;* on distingue la formation des cellules mâles : la *spermatogenèse*, et celle des cellules femelles : l'*ovogenèse*.

gamétophyte. *n.* L'une des deux phases de l'alternance de générations. Le gamétophyte porte les organes sexuels où se forment les gamètes.

gammaglobulines. *n.* Protéines du plasma sanguin qui sont des anticorps de protéines étrangères ou des antigènes bactériens.

gamones. *n.* Substances chimiques sécrétées par les gamètes et facilitant leur rencontre.

gamopétale. *adj.* A pétales soudés par leurs marges, au moins en bas.

gamosépale. *adj.* A sépales soudés par leurs marges, au moins en bas.

ganglion de l'habenula. Parties constitutives de l'*épithalamus*.

garrigue. *n.* Formation végétale des régions méditerranéennes constituée de buissons établis sur sol calcaire ou marneux, plus ou moins disséminés et comprenant des romarins, des cistes, des chênes-kermès, etc.

gastrine. *n.* Agent sécréteur du suc gastrique produit par la muqueuse pylorique.

gastrula. *n.* Stade embryonnaire succédant à la *blastula* et au cours duquel s'effectue la mise en place des feuillets embryonnaires : il y a formation de l'intestin primitif.

gastrulation. *n.* Formation de la *gastrula* correspondant à la mise en place des trois feuillets embryonnaires.

gemmule. *n.* Chez certains Spongiaires, forme de résistance assurant la reproduction asexuée. Les gemmules sont libérées à la mort de l'éponge souche et sont constituées de fragments globuleux de 1 à 2 mm de diamètre, renfermant presque toutes les catégories cellulaires qui permettront une régénération facile.

gène. *n.* Segment de chaîne d'ADN, contenu essentiellement dans les chromosomes et déterminant la réalisation d'un certain caractère héréditaire. L'ensemble des gènes est copié lors de chaque mitose de manière à être présent dans toutes les cellules de l'organisme, en particulier dans les cellules sexuelles, qui assurent sa transmission à la génération suivante.

génotype. *n.* Ensemble des caractères pour lesquels l'information nécessaire se trouve stockée dans le code génétique (acide désoxyribonucléique) d'un être. Certains de ces caractères sont exprimés dans son phénotype, d'autres le seront dans celui de ses descendants, d'autres, encore, ne le seront probablement jamais, du moins normalement.

genre. *n.* Ensemble d'espèces présentant entre elles des caractères communs qui leur donnent un aspect caractéristique. Le plus souvent, les espèces d'un genre donné, si elles peuvent être croisées, ne donnent pas de produits fertiles. Des espèces appartenant à deux genres différents se croisent bien plus rarement encore et les produits sont alors très rarement fertiles; cependant, il y a des exceptions et certains genres semblent n'exister que du fait d'un isolement géographique.

gentianose. *n.* Triholoside dont la molécule comporte glucose β - glucose α - fructose β, c'est-à-dire glucose β + saccharose. Abondant dans les racines de gentiane.

géosynclinal. *n.* Bassin très étendu, subsident, dans lequel s'est déposée une grosse épaisseur de sédiments (de 10 à 20 000 m), au cours de plusieurs millions d'années. Le géosynclinal se plisse fortement lors des mouvements de l'écorce terrestre, car c'est une zone de moindre résistance.

géotropisme. *n.* Mouvement de croissance d'un organe végétal déterminé par la gravité, à laquelle l'organe s'oppose (*géotropisme négatif* de la tige) ou obéit (*géotropisme positif* de la racine).

GERL. *n.* Système de tubules situé du côté concave des dictyosomes (appareil de Golgi), donc en liaison avec leurs saccules les plus âgés. Semble exister chez les animaux comme chez les végétaux. L'autre face du dictyosome est nettement en rapport avec le réticulum endoplasmique, qui sert à la production des saccules.

germe. *n.* 1° Formation organisée, d'apparence simple et de petite taille, dont le développement est susceptible de fournir un individu. C'est le cas d'un œuf, d'une bouture, etc. 2° *Par ext.* Ébauche d'un organe ou d'une partie de l'organisme.

germination. *n.* Reprise de la vie active d'une graine (et, par extension, de toute forme de dissémination à vie latente des Cryptogames, en particulier les spores) lorsque les conditions de milieu deviennent favorables.

ghost. *n.* (angl., « fantôme »). 1° Membrane cytoplasmique d'une hématie vidée de son contenu à la suite de l'hémolyse. 2° Toute paroi d'une structure biologique vidée de son contenu.

glaciation. *n.* Phénomène qui s'est reproduit plusieurs fois dans la suite des temps géologiques, particulièrement au cours du Quaternaire : à la suite d'un refroidissement climatique, des glaciers importants ont recouvert certaines régions du globe.

glande. *n.* Organe d'origine épithéliale à fonction sécrétrice.

glande de Brünner. Cellule muqueuse à sécrétion alcaline du duodénum des Mammifères.

glande de Lieberkühn. Cellule de l'épithélium intestinal des Vertébrés (excepté les Poissons) qui sécrète les enzymes du suc intestinal.

glande de mue ou **glande prothoracique.** Glande des Insectes qui sécrète l'*ecdysone*, ou hormone de mue.

glande nidamentaire. Glande sexuelle annexe de la femelle des Poissons Chondrichthyens sécrétant l'albumine et la coque de l'œuf.

glande prothoracique. Syn. de *glande de mue*.

glande septale. Chez les Monocotylédones, écartement localisé entre les deux parois adjacentes des carpelles constituant un gynécée, au niveau duquel les épidermes sécrètent du nectar, qui s'écoule à l'extérieur par un orifice diversement placé.

globine. *n.* Protéine constitutive de l'*hémoglobine* du sang des Vertébrés.

globule polaire. *n.* Cellule haploïde de très petite taille provenant de la mitose de maturation inégale des ovocytes de premier ou de deuxième ordre. Cette cellule n'intervient pas dans le processus normal de la fécondation.

globules blancs ou **leucocytes.** Cellules sanguines complètes classées, selon la forme de leur noyau, en *polynucléaires* et *mononucléaires*. Ces cellules interviennent dans la défense de l'organisme contre les microbes.

globules rouges ou **érythrocytes** ou **hématies.** Cellules sanguines, dépourvues de noyau et colorées par l'hémoglobine, intervenant dans le transport des gaz respiratoires.

globuline. *n.* 1° Anciennement, substance considérée parfois comme constituant sous forme de grains la matière vivante élémentaire 2° Actuellement, catégorie de protéines dont la molécule est de forme arrondie.

globulins ou **plaquettes sanguines.** Corpuscules sanguins de petite taille et dépourvus de noyau; jouent un rôle important dans la coagulation du sang.

glomérule de Malpighi ou **flocculus.** Appareil de filtration du sang dans le rein des Vertébrés. Il est constitué par un peloton de capillaires en relation avec le *tube urinifère*.

glomérulopathie. *n.* Affection des glomérules du rein, qui trouble leur fonction excrétrice.

glucagon. *n.* Hormone sécrétée par le pancréas endocrine et qui augmente la teneur du sang en glucose.

glucane. *n.* Polymère de glucides.

gluconéogenèse. *n.* Production par l'organisme de glucides à partir d'aliments ou de réserves non glucidiques (protides et surtout lipides).

glucoprotéine. *n.* Hétéroprotéine dont le groupement prosthétique est glucidique. *Ex.* Les mucopolysaccharides.

glucosane. *n.* Syn. de *glucane*.

glucose 1-phosphate. « Ester » du glucose où un radical phosphoryle $—PO_3H_2$ est porté par le carbone 1. En fait, l'acide phosphorique est combiné à la fonction aldéhyde et non à une fonction alcool, et le produit est un hétéroside.

glutamine. *n.* Amide de l'acide glutamique

$$H_2N—CO—CH_2—CH_2—\underset{\displaystyle NH_2}{\underset{|}{CH}}—COOH.$$

Un groupe $—NH_2$ est à la place de l'OH de la fonction acide du radical. Ce groupe est la source de l'un des atomes d'azote de la purine lors de la biosynthèse de celle-ci.

glutaraldéhyde. *n.* Le dialdéhyde de l'acide glutarique $HOOC—(CH_2)_3—COOH$ de formule

$$HOC—(CH_2)_3—CHO.$$

Utilisé comme fixateur en microscopie électronique.

glutathion. *n.* Le tripeptide acide glutamique-cystéine-glycocolle, l'acide glutamique étant lié par la fonction acide de son radical. Très répandu et servant au maintien du potentiel d'oxydo-réduction des cellules.

glycémie. *n.* Taux de sucres présents dans le sang des Vertébrés.

glycéraldéhyde. *n.* Syn. d'*aldéhyde glycérique*.

glycéride. *n.* Lipide résultant de l'estérification d'une, deux ou surtout des trois fonctions alcool du glycérol par des acides gras.

glycérol. *n.* Syn. de *glycérine*. Corps à trois fonctions alcool, deux primaires ($—CH_2OH$) et une secondaire ($= CHOH$).

glycine. *n.* Syn. de *glycocolle*.

glycocalyx. *n.* Enveloppe mucopolysaccharidique formée par diverses cellules extérieurement à la membrane cytoplasmique.

glycocolle ou **glycine.** *n.* Le plus simple des acides aminés

$$H—\underset{\displaystyle NH_2}{\underset{|}{CH}}—COOH,$$

très répandu dans toutes les protéines.

glycogène. *n.* Polymère du glucose qui y est disposé en chaîne ramifiée. Présent surtout chez les animaux (« amidon animal »), il se trouve aussi chez les Champignons. Il se colore en brun acajou en présence d'eau iodée.

glycogène-synthétase. Enzyme permettant la synthèse du glycogène à partir de glucose qui, lui, est fourni lié à un nucléotide.

glycogénolyse. *n.* Dégradation du glycogène, impliquant très généralement la phosphorylation du glucose séparé, qui paraît donc d'abord sous forme de glucose 1-phosphate.

glycol. *n.* Dialcool le plus simple, de formule

$$\begin{array}{c} CH_2OH \\ | \\ CH_2OH. \end{array}$$

C'est un liquide sirupeux comme la glycérine, et un antigel comme elle.

glycolyse. *n.* Dégradation de glucose lors du métabolisme respiratoire ou fermentaire.

gnosie. *n.* Faculté intellectuelle de reconnaître un objet en saisissant sa signification symbolique.

goethite. *n.* Minéral; hydroxyde de fer, ayant pour formule α FeO (OH)

gonadotrophine chorionique. Hormone sécrétée par le placenta des Mammifères, une fois la nidation achevée, et qui assure le maintien du corps jaune ovarien.

gondwana. *n.* Ancien continent de l'hémisphère Sud qui, selon des arguments paléontologiques et stratigraphiques, existait au cours du Paléozoïque. Il s'est fragmenté en donnant l'Amérique du Sud, l'Afrique, Madagascar, l'Arabie, l'Inde péninsulaire, l'Australie et l'Antarctique.

gonochorisme. *n.* Processus au cours duquel, dans une espèce donnée, les sexes sont séparés.

gonocyte. *n.* Stade intermédiaire de la cellule sexuelle situé entre la gonie et le gamète. Il peut être de premier ordre (diploïde) ou de second ordre (haploïde) suivant le nombre de ses chromosomes.

gononéphrotome. *n.* Partie moyenne métamérisée du mésoderme de la *neurula* qui donnera l'appareil uro-génital de l'embryon des Vertébrés, Amphibiens. p. ex.

gorgonine. *n.* Scléroprotéine formant le squelette rigide des gorgones (Cnidaires Octocoralliaires).

gouttière neurale. Formation dorsale issue de la *plaque neurale* de l'embryon des Vertébrés et qui donnera le *tube neural*.

graine. *n.* Organe issu de la transformation de l'ovule et contenant l'embryon de la plante à fleur. La graine, entourée de deux téguments, dont l'un est généralement très résistant, peut demeurer vivante pendant des mois, des décennies et même, dans certains cas, des siècles (jusqu'à 1 700 ans) en attendant les conditions favorables à sa germination.

gramicidine. *n.* Substance antibiotique qui inhibe les phosphorylations oxydatives.

grand dorsal. Muscle dorsal de l'épaule étendu des vertèbres dorsales à l'humérus.

grand nerf pétreux. Branche du nerf facial innervant les glandes de la face, en particulier les glandes lacrymales.

granivore. *adj.* Qui se nourrit de graines. *Ex.* Linotte, poule.

granulométrie. *n.* Classement des grains d'une roche selon leur taille.

granulosa. *n.* Zone granuleuse interne constitutive du *follicule de de Graaf*.

granulose. *n.* Maladie larvaire des Insectes Lépidoptères caractérisée par une attaque virale du corps gras.

granum. *n.* Structure interne du chloroplaste formée d'un empilement de saccules issus de la membrane interne. Manque chez la plupart des Algues.

griséofulvine. *n.* Substance produite par un Champignon du genre *Penicillium*; elle active la biosynthèse de la paroi chez les Champignons.

groupe de liaison. Ensemble de gènes qui apparaissent liés entre eux et indépendants de tous les autres gènes.

groupement prosthétique. Groupement chimique lié à une molécule protéique, mais lui-même de nature non protéique et par conséquent non hydrolysable en acides aminés.

guanine. *n.* Base purique constitutive des acides nucléiques, qui forme un nucléoside avec un sucre (ribose ou désoxyribose). Elle s'apparie toujours avec la cytosine.

guano. *n.* Engrais phosphaté et azoté provenant d'excréments d'Oiseaux ou de chauves-souris.

gubernaculum testis. *n.* Syn. d'*appareil gubernaculaire*.

gymnospermes. *n.* Sous-embranchement des Phanérogames comprenant des arbres dont les ovules et les graines sont nus.

gynécée ou **pistil.** *n.* Organe femelle de la fleur des Angiospermes, constitué de carpelles en nombre variable, libres ou unis les uns aux autres de diverses manières et formant sur leurs bords les ovules qui deviendront les graines.

gyrencéphalie. *n.* Torsion affectant l'organisation du système nerveux des Mammifères.

H

hachereau. *n.* *Galet aménagé* travaillé par retouches successives et présentant une arête tranchante.

hadal. *adj.* **(étage).** Zone la plus profonde du benthos où ne subsistent que quelques formes animales.

halophile. *n.* Qui vit en milieu salé (plantes des déserts salés et des plages).

hambourgien. *adj.* Qualifie la civilisation du Paléolithique supérieur qui s'est développée dans la plaine glaciaire de l'Europe du Nord.

haplobiontique. *adj.* Qualifie le cycle d'un organisme dont la phase *haploïde* est prépondérante par rapport à la phase *diploïde*, réduite. *Ex.* Cycle des Sporozoaires.

haplo-diplobiontique. *adj.* Qualifie le cycle d'un organisme caractérisé par l'alternance de deux générations d'égale durée, l'une *haploïde* et l'autre *diploïde*. *Ex.* Cycle des Foraminifères.

haploïde. *adj.* Qui possède un nombre de chromosomes de moitié inférieur à celui des cellules somatiques. C'est le cas des gamètes, formés après réduction chromatique, ou *méiose*, et dont l'union (la fécondation) produira un œuf diploïde.

haptotropisme. *n.* Mouvement de croissance d'un organe végétal déterminé par une excitation mécanique de contact, comme celle qui cause l'enroulement d'une vrille.

hasté. *adj.* Muni de deux lobes inférieurs horizontaux ou obliques.

heLa (cellules). Souche de cellules humaines dérivant d'une tumeur utérine. Les lettres HeLa sont les initiales de la malade dont provenait celle-ci. Très cultivées dans le monde entier et utilisées pour toutes sortes de travaux de biologie cellulaire.

héliophyte. *adj.* Qualifie une plante dont le développement exige une grande quantité de soleil.

héliotropisme. *n.* Mouvement de croissance d'un organe végétal déterminé par la direction du soleil. Il est positif ou négatif. C'est un cas particulier de *phototropisme*.

hématie. *n.* Syn. de *globule rouge du sang*.

hématite. *n.* Minéral; oxyde de fer ferrique, ayant pour formule Fe_2O_3.

hématophage. *adj.* Qui se nourrit de sang.

hématopoïèse. *n.* Formation de cellules sanguines par le système réticulo-endothélial constitué de la moelle osseuse, des ganglions lymphatiques et de la rate.

hématoxyline. *n.* Substance extraite du bois de campêche et formant avec des sels (aluns de fer) un colorant noir très précieux pour la coloration de la chromatine et des mitochondries.

hème. *n.* Groupement prosthétique de l'*hémoglobine* du sang des Vertébrés constitué d'un groupement porphyrinique uni à un atome de fer.

héméropériode. *n.* Période d'éclairement.

hémérythrines. *n.* Pigments respiratoires non porphyriniques du sang de certains Vers.

hémibranchie. *n.* Ensemble des lames branchiales situées du même côté d'un *septum* chez les Poissons Sélaciens.

hémicryptophyte. *n.* Plante en rosette dont les bourgeons restent l'hiver à la surface du sol.

hémisphères cérébelleux. Excroissances latérales paires du *cervelet* des Mammifères. Ces formations contrôlent la motricité volontaire.

hémocyanines. *n.* Pigments caractéristiques de l'hémolymphe des Vers.

hémocytoblastes. *n.* Cellules initiales des futures cellules sanguines présentes dans les îlots vasculo-sanguins de l'embryon des Vertébrés.

hémodynamique. *n.* 1° Modalités de l'écoulement du sang dans les vaisseaux. 2° Science qui étudie ces phénomènes.

hémoglobine. *n.* Pigment respiratoire du sang des Vertébrés constitué d'une protéine spécifique, la *globine*, associée à un groupement prosthétique, l'*hème*.

hémolymphe. *n.* Milieu intérieur des Invertébrés, correspondant à la fois au sang et à la lymphe.

hémolyse. *n.* Éclatement de la membrane cytoplasmique d'une hématie, avec fuite de l'hémoglobine dans le milieu. Consécutif à un afflux d'eau à partir d'un milieu hypotonique.

hémolysine. *n.* Substance toxique qui produit l'*hémolyse* (l'éclatement) des globules rouges.

hémophilie. *n.* Anomalie héréditaire de la coagulation du sang due à l'absence de globuline antihémophilique A ou B. Cette maladie atteint les hommes auxquels elle est transmise par les femmes, en général non affectées (sauf les homozygotes).

hémorragine. *n.* Toxine qui altère l'*endothélium* de la paroi des vaisseaux sanguins.

héparine. *n.* Substance complexe, comprenant des polymères de sucres sulfatés et aminés et des polypeptides. D'origine animale (foie, poumon), elle est douée d'une puissante activité anticoagulante.

hépatite. *n.* Maladie virale du foie des Vertébrés détruisant les cellules hépatiques et produisant, chez l'homme, un ictère (jaunisse).

herbicide. *n.* Substance chimique détruisant les mauvaises herbes.

herbivore. *adj.* Qualifie un animal qui se nourrit d'herbe. *Ex.* Ruminants, certains Oiseaux.

hérédité liée au sexe. Transmission des caractères parentaux portés par les gènes situés sur les chromosomes sexuels.

hermaphrodisme. *n.* État d'un organisme possédant de façon *simultanée* des gonades des deux sexes (*ex.* escargot). Il existe aussi des organismes dotés d'un hermaphrodisme *successif* : ils sont d'abord mâles puis femelles. *Ex.* Crépidule.

herpès. *n.* Inflammation cutanée qui se présente sous la forme de vésicules groupées sur un épiderme irrité.

hétérocaryon. *n.* Chez les Champignons Ascomycètes, type de filament contenant deux sortes de noyaux haploïdes qui proviennent de deux souches différentes.

hétérochromatine. *n.* Chromatine restant condensée et colorable, alors que la chromatine ordinaire, déspiralisée, ne l'est plus.

hétérochromosome. *n.* Chromosome de forme et de colorabilité différentes des autres, et dont la présence est généralement liée au sexe de l'individu.

hétéroduplex. *n.* Molécule d'ADN formée d'un brin provenant d'un chromosome et d'un brin provenant de son homologue.

hétérogame ou **hétérogamique** ou **anisogame.** *adj.* Où se manifeste l'hétérogamie.

hétérogamétique. *adj.* Qualifie le sexe produisant deux types de gamètes différents par leurs chromosomes, les uns donnant des mâles et les autres des femelles. Chez les Lépidoptères et les Trichoptères, les femelles sont hétérogamétiques, tandis que chez tous les autres Insectes, ce sont les mâles.

hétérogamie ou **anisogamie.** *n.* Fécondation entre gamètes de forme et de taille différentes.

hétérogène. *adj.* **(induction).** Qualifie une induction provoquée par des tissus ou des agents chimiques divers.

hétérogreffe. *n.* Greffe où le donneur de greffon et le porte-greffe appartiennent à des espèces différentes.

hétérolécithe ou **hétérolécithique.** *adj.* Qualifie un type d'œuf qui renferme une teneur moyenne en vitellus, celui-ci étant réparti de façon inégale dans toute la cellule. *Ex.* Œuf de certains Échinodermes, de certains Poissons et d'Amphibiens.

hétérologue. *adj.* Qualifie une même substance organique issue d'animaux de différentes espèces.

hétéromorphose. *n.* Régénération qui donne naissance à un nouvel organe différent de l'organe amputé.

hétéroprotéine. *n.* Protéine comportant, en plus de chaînes d'acides aminés, une ou plusieurs molécules de nature non protéique, qui forment son *groupement prosthétique*.

hétéropycnotique. *adj.* Qui se colore plus intensément que les autres éléments nucléaires ou reste coloré à des moments où ils ne le sont plus.

hétérosis ou **hétérozygosis** ou **vigueur hybride.** Phénomène génétique qui renforce la vigueur d'une population par des croisements entre individus présentant des caractères extrêmement différents.

hétérosome. *n.* Chromosome sexuel; s'oppose à *autosome*.

hétérozygosis. *n.* Syn. d'*hétérosis*.

hétérozygote. *adj.* Caractérise une cellule (et, par extension, un organisme) qui possède deux allèles différents d'un même gène. *N.* Un hétérozygote.

hibernation. *n.* Période pendant laquelle certains animaux entrent en léthargie par suite de mauvaises conditions (froid, neige).

histidine. *n.* Acide aminé hétérocyclique.

histiocyte. *n.* Cellule amiboïde du tissu conjonctif, arrondie, à cytoplasme abondant et noyau réniforme excentrique, munie de vacuoles. Les histiocytes peuvent emmagasiner des colloïdes et sont voisins des macrophages, lesquels sont toutefois aptes à la phagocytose de particules visibles au microscope optique, à la différence des hystiocytes.

histochimie. *n.* Étude de la constitution chimique des éléments des tissus vivants d'après l'observation de réactions de coloration, de précipitation, etc., au microscope optique ou électronique.

histofluoroscopie. *n.* Examen de la fluorescence des éléments d'un tissu ou d'une cellule et détermination éventuelle de son spectre, permettant des conclusions sur la nature des substances en cause.

histologie. *n.* Étude des tissus. En botanique, se nomme souvent *anatomie*. Le terme d'*anatomie générale* lui était anciennement appliqué en biologie animale.

histolyse. *n.* Destruction d'un tissu par l'activité de ses propres cellules, d'autres cellules du même organisme, ou par l'action d'un parasite.

histones. *n.* Protéines globulaires liées aux *acides nucléiques*.

histospécifique. *ad.* Particulier à un tissu déterminé.

hivernation. *n.* Période pendant laquelle certains animaux entrent en léthargie par suite des basses températures de l'hiver. *Ex.* Crapaud, marmotte, etc.

holisme. *n.* Thèse psychologique selon laquelle l'organisme forme un tout différent de la somme des parties qui le composent.

holobranchie. *n.* Ensemble formé par les deux *hémibranchies* d'un même *septum* chez les Poissons Sélaciens.

holocrine. *adj.* Caractérise un mode de sécrétion au cours de laquelle la cellule excrétrice est entièrement expulsée.

holoplancton. *n.* Plancton constitué d'organismes qui sont planctoniques durant toute leur vie.

holoprotéine. *n.* Protéine constituée uniquement de chaînes d'acides aminés.

homéomère. *adj.* Qui se compose de matière homogène.

homéomorphie. *n.* Syn. d'*homotypie*.

homéostasie. *n.* État stable de l'organisme, qui répond aux atteintes du milieu par des réactions propres à maintenir ses paramètres caractéristiques.

homéotherme. *adj.* Qualifie un animal dont la température interne est constante et indépendante de celle du milieu extérieur. *Ex.* Les Oiseaux et les Mammifères.

hominisation. *n.* Ensemble des processus qui ont participé à la phylogenèse humaine; parmi ceux-ci, la *bipédie* et la *céphalisation* sont les plus caractéristiques.

homme de Néandertal. Premier Hominien fossile pouvant être considéré comme un Homme. Très largement répandu sur la planète (Europe, Afrique du Nord et du Sud, Asie), il vécut entre — 70 000 et — 35 000 ans.

homochromie. *n.* Ressemblance, portant sur la couleur, entre un animal et le substrat sur lequel il vit, lui permettant de se soustraire à l'attention de ses prédateurs.

homogamétique. *adj.* Qualifie le sexe produisant un seul type de gamètes.

homogénat. *n.* Produit du broyage très fin d'un tissu vivant *(homogénéisation)* qui le transforme en un milieu d'apparence homogène, dans lequel les membranes cellulaires sont rompues et les organites répandus.

homologie. *n.* Caractère des éléments homologues.

homotypie ou **homéomorphie.** *n.* Ressemblance morphologique entre un animal et certains éléments du milieu dans lequel il vit : le phasme présente ainsi l'aspect d'une brindille, la phyllie celui d'une feuille.

homoxylé. *adj.* **(bois).** Qui ne contient, en plus des rayons médullaires et d'un peu de parenchyme ligneux, que des trachéides.

homozygote. *adj.* Caractérise une cellule (et, par extension, un organisme) qui possède deux allèles identiques d'un même gène. *N.* Un homozygote.

horizon. *n.* Couche caractéristique d'un sol.

hormone. *n.* Substance excitatrice d'organes élaborée par des glandes à sécrétion interne (endocrines) et déversée dans la circulation générale par l'intermédiaire du sang. *Par ext.,* voir *phéromones.*

hormone antidiurétique. Syn. d'*adiurétine.*

hormone de mue. Syn. d'*ecdysone.*

hormone juvénile. Syn. de *néoténine.*

humivore. *adj.* Qui se nourrit d'humus. *Ex.* Insectes Collemboles.

humulone. *n.* Résine du houblon qui détermine l'amertume de la bière et la formation de la mousse.

humus. *n.* Couche superficielle du sol résultant de l'interaction entre les éléments de la roche sous-jacente, les éléments morts d'origine biologique qui la recouvrent et les êtres vivants qui y prospèrent.

hyaloplasme. *n.* Portion du cytoplasme dans laquelle aucune structure n'est décelable au microscope électronique. Les organites baignent dans le hyaloplasme.

hybride. *n.* Animal ou végétal issu du croisement de deux parents appartenant à des espèces différentes. Improprement employé à la place de *métis,* qui est le produit du croisement de deux individus de la même espèce hétérozygote.

hybridation. *n.* En biochimie, union par liaison hydrogène de molécules d'ARN et d'ADN à chaîne simple. Se produit si les séquences de bases des deux types de molécules sont homologues. L'intensité du phénomène dans un mélange d'ADN et ARN donnés permet d'apprécier la proportion de molécules des deux types manifestant cette homologie. Dit plus exactement *hybridation moléculaire.*

hydathode. *n.* Structure des végétaux vasculaires servant à l'excrétion de l'eau, et formée souvent d'un parenchyme (épithème) plus ou moins différencié et en rapport avec une nervure. L'eau excrétée sort par un ou plusieurs *stomates aquifères.* D'autres hydathodes sont des poils particuliers.

hydrocarbure. *n.* Composé organique constitué d'hydrogène et de carbone, existant à l'état gazeux, liquide ou solide.

hydrogène sulfuré. L'acide sulfhydrique H_2S, gaz à odeur d'œufs pourris, dont les sels sont les sulfures.

hydroïde. *n.* Cellule morte, présente dans la tige des Muscinées, ressemblant à des éléments de vaisseaux de bois. Les hydroïdes sont perforées à l'extrémité chez les Sphaignes, mais non chez les Mousses.

hydrolase. *n.* Enzyme déterminant l'hydrolyse de certaines liaisons réalisées avec élimination d'eau entre les produits liés (acides aminés, sucres simples, etc.).

hydrolysat. *n.* Mélange apparaissant après hydrolyse d'une substance, une protéine en particulier, et contenant les éléments isolés par l'hydrolyse (acides aminés, peptides).

hydrolyse. *n.* Rupture d'une liaison chimique avec fixation sur les valences libérées de groupements —H et —OH provenant de l'eau. Se produit en présence d'acides ou de bases, ou bien grâce à des enzymes (hydrolases).

hydrophile. *adj.* Qui a de l'affinité pour l'eau et les milieux aqueux.

hydroponique. *adj.* **(culture).** Culture effectuée sans sol, les racines des plantes baignant dans une solution aqueuse des éléments nutritifs convenables.

hydrotropisme. *n.* Mouvement de croissance d'un organe végétal déterminé par la proximité de l'eau.

hygrophile. *adj.* Caractérise un organisme animal ou végétal vivant dans des endroits très humides.

hymen. *n.* Membrane qui obstrue l'orifice vaginal chez la vierge.

hyostylique. *adj.* Qualifie l'articulation de la mâchoire de la plupart des Poissons chez lesquels l'hyomandibulaire est l'élément essentiel de la suspension.

hyperglycémie. *n.* Taux de glucose sanguin supérieur au taux normal.

hyperplasie compensatrice. Chez les Mammifères, augmentation du nombre des cellules par multiplication mitotique après l'ablation totale ou partielle de certains organes (rein p. ex.).

hypertélie. *n.* Évolution des organismes au sein d'un groupe; se manifeste par une augmentation de taille.

hypertélisme. *n.* Développement anormal de certains organes qui peuvent devenir inutiles ou nuisibles. *Ex.* Les bois gigantesques de certains Cervidés; les mandibules des lucanes mâles.

hypertrophie. *n.* Développement exagéré d'un organe ou d'un tissu.

hypochlorites. *n.* Sels de l'acide hypochloreux HClO. L'hypochlorite de K ou Na (KClO, NaClO) est l'eau de javel, qui peut aussi être de l'hypochlorite de Ca [$Ca(ClO)_2$], suivant qu'elle a été obtenue par action du Cl sur la potasse, sur la soude, ou sur la chaux éteinte.

hypochromatique. *adj.* Qui se colore moins intensément que d'habitude par les techniques histologiques de coloration.

hypoderme. *n.* 1° Couche profonde de la peau qui contient les réserves de graisse. 2° Improprement, syn. d'*épiderme* chez les animaux (tels que les Arthropodes) qui possèdent une cuticule.

hypogammaglobulinémie. *n.* Affection dans laquelle le sujet présente une concentration insuffisante de γ-globulines dans le sang. Comme celles-ci constituent les anticorps, le sujet est plus exposé aux infections.

hypoglycémie. *n.* Taux de glucose sanguin inférieur au taux normal.

hypolimnion. *n.* Zone profonde d'un lac ou d'un étang dont la température reste très faible et constante.

hyposulfite. Sel de formule $Na_2S_2O_4$, rapidement oxydé par l'air en sulfite $NaHSO_3$. Réduit l'indigo et permet sa dissolution dans l'eau.

hypothalamus. *n.* Plancher du *diencéphale* des Vertébrés comprenant des centres coordinateurs du système sympathique et siège de neurosécrétions transmises jusqu'à l'*hypophyse.*

hypothalamus antérieur ou **chiasmatique.** Région antérieure de l'*hypothalamus* où se situe le chiasma optique. Cette zone comporte également deux noyaux importants, un supra-optique et un paraventriculaire.

hypothalamus moyen ou **infundibulo-tubérien.** Région moyenne de l'*hypothalamus* où le troisième ventricule forme un cul-de-sac conique, le *récessus infundibulaire,* autour duquel les parois épaissies constituent le *tuber*; ce dernier contient de nombreux noyaux. Cette région est reliée ventralement à l'*hypophyse* par la tige pituitaire.

hypothalamus postérieur ou **olfactif.** Région postérieure de l'hypothalamus constituée essentiellement par les tubercules mammillaires en relation avec le rhinencéphale.

I - J - K

ichnologie. *n.* Étude des traces résultant du déplacement des organismes.

îlots de Langerhans. Ensemble de cellules pancréatiques qui sécrètent l'insuline.

imine. *n.* Corps correspondant au remplacement de deux des atomes d'hydrogène de l'ammoniac (NH_3) par un radical bivalent.

immortalité cellulaire potentielle. Possibilité théorique de reproduction cellulaire *ad infinitum,* dans l'hypothèse où des conditions de milieu adéquates assureraient l'élimination fréquente des déchets et l'apport des substances de croissance.

immunoélectrophorèse. *n.* Technique combinant l'électrophorèse et l'obtention de complexes entre l'un ou plusieurs des corps qu'elle sépare et un immunsérum spécifique de ceux-ci.

immunoglobulines. *n.* Protéines du groupe des globulines, constituant les anticorps.

immunologie. *n.* Étude de la réaction immunitaire (formation d'anticorps à la présence des produits antigéniques).

immunsérum ou **sérum immunisant.** *n.* Sérum d'animal immunisé contre un antigène déterminé; contient l'anticorps correspondant.

indice céphalique. Critère anthropologique évalué par le rapport :

$$\frac{\text{largeur de la tête}}{\text{longueur de la tête}} \times 100.$$

indice cranio-facial. Critère anthropologique qui évalue le rapport entre les longueurs du crâne et de la face.

indice de réfraction. Rapport entre les sinus des angles faits par un rayon lumineux avec la normale en entrant dans un milieu différent, et une fois à l'intérieur de celui-ci. Définit l'ampleur du changement de direction (« cassure ») du rayon, c'est-à-dire le pouvoir réfringent d'un des milieux par rapport à l'autre.

indole acétonitrile. *n.* Nitrile de l'acide indole-acétique, dont le groupe —COOH est remplacé par —C≡N. Formé à partir du tryptophane (acide aminé à noyau indole), il est ensuite transformé en acide indole-acétique.

inducteur. *n.* 1° Portion de l'organisme embryonnaire susceptible d'agir sur une ou plusieurs autres pour commander leur différenciation. 2° Substance qui permet cette action. 3° Substance qui provoque la synthèse d'une enzyme. *Adj.* Qui est apte à commander la différenciation (de parties voisines). *Ex.* La vésicule optique est inductrice du cristallin.

inducteur mésoblastogène. Protéine provoquant l'*induction* d'un territoire du germe en mésoblaste.

inducteur neural. Protéine qui, associée à de l'acide ribonucléique, provoque l'*induction* d'un territoire du germe en système nerveux.

inductible. *adj.* **(enzyme).** Qui n'est synthétisée par la cellule qu'à la suite d'une induction par son substrat.

induction. *n.* 1° Processus tel que la détermination et le développement d'un territoire de l'embryon dépendent des stimulations de massifs cellulaires voisins. 2° Augmentation du taux de synthèse de certaines enzymes sous l'effet d'un inducteur, leur substrat en général, ou déclenchement de cette synthèse.

inflammation. *n.* Réponse tissulaire localisée de l'organisme à une atteinte extérieure, généralement une infection, avec le plus souvent afflux de globules blancs de divers types.

inflorescence. *n.* Groupe de fleurs formé par la tige après que la plante ou le rameau concerné a atteint l'état reproducteur.

infralittoral. *adj.* **(étage).** Zone maritime peu profonde mais toujours immergée, juste en dessous du niveau des basses mers.

infusion. *n.* Milieu aqueux résultant du séjour de matière végétale dans l'eau chaude mais non en ébullition.

ingesta. *n.* Nom donné aux substances ingérées par un organisme.

initiation. *n.* Première étape de la cancérisation qui peut durer plusieurs mois. Elle consisterait en une « préparation » du tissu qui amènerait la *promotion.*

inlandsis. *n.* Calotte glaciaire qui recouvre les terres polaires sur d'immenses étendues.

inné. *adj.* Qui est acquis à la naissance.

insaturé. *adj.* Qui possède des doubles liaisons —C = C— ou des triples liaisons —C ≡ C—.

insecticide. *n.* Substance chimique détruisant les Insectes. *Ex.* D.D.T., parathion.

instinct. *n.* Pulsion naturelle qui dirige les animaux dans leur comportement.

instinctivisme. *n.* Syn. d'*objectivisme.*

insula. *n.* Lobe de l'encéphale des Primates situé dans le fond de la scissure de Sylvius.

insuline. *n.* Hormone produite par le pancréas endocrine et réglant l'utilisation du glucose par les cellules de l'organisme entier et du foie.

intensif. *adj.* Qualifie l'appareil radiculaire de certaines plantes, très développé dans tous les sens de l'espace. *Ex.* Appareil radiculaire des Graminées.

interface. *n.* Zone de contact entre deux milieux non miscibles.

interférence. *n.* En génétique, probabilité pour que la formation d'un *crossing-over* diminue la possibilité d'en trouver un autre.

interféron. *n.* Protéine cellulaire induite par la présence d'un virus et qui protège la cellule contre une autre attaque virale.

intermédiaire. *n.* Os court, central, de la cheville ou du poignet *(basipode)*, situé à l'extrémité des deux os constituant le *zeugopode.*

intersexué. *n.* Organisme possédant un appareil reproducteur fonctionnel d'un sexe, associé à des caractères de l'autre sexe.

intragénique. *adj.* Qui concerne l'intérieur d'un gène, conçu comme un segment de chaîne désoxyribonucléique.

introgression. *n.* Processus au cours duquel deux populations d'une même espèce peuvent échanger du matériel génétique.

introrse. *adj.* Qui s'ouvre vers l'intérieur de la fleur. *Ex.* Une étamine introrse.

inversion. *n.* Arrangement intrachromosomique tel qu'un segment chromosomique est inversé dans une souche par rapport à une autre.

inversion sexuelle. Chez un organisme d'un sexe donné, transformation en organisme du sexe opposé : ainsi, les crépidules (Mollusques) mâles deviennent femelles.

in vitro. (lat. « dans le verre »). Hors du milieu naturel où vit un organisme, hors de l'organisme auquel appartiennent des organes ou des cellules, ou hors des cellules ou tissus dans lesquels se trouvent normalement des substances organiques. En milieu artificiel inerte.

in vivo. (lat. « dans le vivant »). Dans l'organisme entier vivant de sa vie normale.

involution. *n.* Disparition progressive spontanée d'une structure.

iodopsine. *n.* Pigment visuel localisé dans les *cônes* de la rétine des Vertébrés.

ion. *n.* Corpuscule chargé apparaissant lors de la mise en solution de certaines substances. Peut correspondre à un seul atome, ou à un groupe d'atomes, ayant gagné ou perdu des électrons par rapport à leur condition normale, ce qui entraîne leur charge et les propriétés d'électrolyte du corps dissous.

ionisation. *n.* Dissociation en ions.

isoélectrique *adj.* **(point** ou **pH).** pH auquel un acide aminé, une protéine, ou en général une substance amphotère ne sont pas chargés, et ne migrent donc pas dans un champ électrique. La dissociation des fonctions acides et basiques se compensent à ce point.

isohumique. *adj.* Qualifie un sol dont l'humus est réparti de façon homogène.

isolement. *n.* Qu'il soit géographique, éthologique, mécanique ou génétique, facteur indispensable à la genèse d'une espèce, selon les théories évolutionnistes.

isolement sexuel. État d'une souche dont le croisement avec d'autres souches n'est plus possible pour diverses raisons (géographique, chromosomique, etc.).

isomère. *n.* Composé chimique dont les molécules sont constituées des mêmes atomes que celles d'un autre composé semblable du même corps, mais sont liées de façon à occuper des positions différentes.

isomérisation. *n.* Transformation chimique d'un composé en un autre, qui en est isomère.

isoprotérénol. *n.* Isopropylnoradrénaline. Composé sympathicomimétique β-adrénergique. Accroît l'énergie et le débit du cœur et dilate les bronches. Utilisé notamment en cardiologie et dans le traitement de l'asthme. Dit aussi *isoprénaline.*

isopycnique. *adj.* **(centrifugation).** Centrifugation d'un mélange au sein d'un milieu de dispersion de densité graduée : les constituants du mélange, séparés grâce à la centrifugation, se placeront dans la zone du milieu dont la densité est identique à la leur. Cette flottation, associée à la centrifugation, permet une meilleure séparation.

isotonique. *adj.* **(solution).** Qui a la même pression osmotique (qu'une autre solution).

isotope. *n.* Substance chimique ne différant d'une autre que par le nombre des neutrons des noyaux de ses atomes. Deux isotopes auront donc les mêmes propriétés chimiques, dues à leurs électrons, mais des masses atomiques différentes. Certains sont radioactifs.

isotrope. *adj.* Qui a des propriétés identiques quelle que soit la direction où l'on se place.

isthme. *n.* Portion rétrécie de l'oviducte des Oiseaux sécrétant les deux membranes coquillières de l'œuf.

juglone. *n.* Substance chimique élaborée par les parties aériennes des noyers et inhibant le développement de certaines plantes sous ces arbres.

kératinase. *n.* Enzyme qui hydrolyse la *kératine,* protéine fibrillaire des cellules superficielles de la peau des Vertébrés terrestres et des phanères (poils, cheveux, etc.).

kinétine. *n.* La 6-furfuryl-aminopurine, hormone végétale essentielle, agissant sur la division cellulaire, les migrations dans l'appareil conducteur, etc.

kinines. *n.* Hormones végétales voisines de la kinétine, à rôles comparables.

L

labile. *adj.* Qui est facilement décomposé par la chaleur, la lumière, etc., ou dans l'organisme par les enzymes.

labyrinthe ou **oreille interne.** *n.* Ensemble de cavités remplies d'un liquide clair, l'*endolymphe,* qui constitue le système stato-acoustique de l'oreille interne des Vertébrés.

lactase. *n.* Enzyme qui hydrolyse le lactose, sucre disaccharide fondamental du lait des Mammifères.

lagena. *n.* Diverticule du *saccule* ventral de l'oreille interne des Vertébrés.

lait utérin. Liquide nutritif dans lequel baigne l'embryon des Mammifères comme les marsupiaux, le porc et le cheval. Cette sécrétion des glandes utérines est absorbée par l'embryon au niveau du placenta.

lamarckisme. *n.* Conçue par Jean-Baptiste de Monet, chevalier de Lamarck, biologiste au Muséum de Paris, théorie évolutionniste selon laquelle l'utilisation ou la non-utilisation d'un organe entraîne son développement ou son atrophie, caractère qui se transmet aux générations suivantes.

lamelle moyenne. Lame de substances pectiques, colorables au rouge de ruthénium, située entre deux cellules végétales et apparue lors de leur formation par division d'une cellule mère, au sein des vésicules qui constituent la plaque cellulaire.

lame mince. Très fine section de roche (de l'ordre du dixième de millimètre) montée entre lame et lamelle de verre, en vue d'une étude au microscope. Syn. de *plaque mince.*

lames latérales du mésoderme. Feuillets mésodermiques délimitant le cœlome des Vertébrés.

lanoline. *n.* Substance grasse imprégnant la laine et sécrétée par les glandes sébacées du mouton (« graisse de laine »). Riche en cholestérol et autres stérols grâce auxquels, à la différence des autres graisses, elle est miscible à l'eau (émulsion due au caractère bipolaire des stérols).

larynx. *n.* Partie antérieure différenciée de la trachée des Vertébrés. Il est renforcé par des éléments cartilagineux qui proviendraient des derniers *arcs branchiaux.*

latex. *n.* Liquide produit dans les cellules laticifères. Les latex sont riches en caoutchouc, pour lequel certains d'entre eux sont exploités; ils contiennent aussi des enzymes, de l'amidon, éventuellement des alcaloïdes, etc.

laticifères. *n.* 1° Canal sécrétant du latex (caoutchouc, etc.). Peut être formé d'une seule cellule devenue géante et formant un syncytium par multiplication de ses noyaux *(laticifère vrai),* ou bien d'une succession de cellules fusionnées par leurs parois contiguës *(laticifère articulé).* 2° Chez les Champignons (lactaires), filament de mycélium sécrétant des substances comparables au latex. *Adj.* Cellule ou hyphe laticifère.

laurasia ou **laurasie.** *n.* Ensemble des continents de l'hémisphère Nord, qui se trouvaient en continuité jusqu'au Mésozoïque. La Laurasia était séparée du Gondwana (continent de l'hémisphère Sud) par une mer, la *Téthys.*

lécithinases. *n.* Enzymes détachant de la lécithine l'acide gras insaturé (lécithinase A), puis l'acide gras saturé du produit résultant de l'action précédente (lécithinase B), ou encore la choline et l'acide phosphorique (phosphorylcholine) en respectant les acides gras (lécithinase C, ou phospholipase). Enfin, la lécithinase D détache seulement la choline.

lécithine. *n.* Phospholipide dans lequel deux fonctions alcool du glycérol sont estérifiées par des acides gras (un saturé et un insaturé) ; le troisième l'est par une molécule d'acide phosphorique, elle-même liée à une molécule de choline. Elle est soluble dans l'alcool, l'éther, mais non dans l'acétone. La lécithine est abondante dans le jaune d'œuf.

lécithocœle. *n.* Cavité de la blastula des Mammifères, remplie de réserves nutritives.

leibnitzien. *adj.* Relatif à la pensée de Leibnitz, philosophe et mathématicien du XVII[e] siècle pour lequel tous les êtres vivent en harmonie.

lémurie. *n.* Ancien continent indo-malgache, postulé autrefois par certains biogéographes pour expliquer la présence des lémurs — sortes de singes primitifs — à la fois en Inde et à Madagascar.

lenticelle. *n.* Ouverture ménagée dans la couche de liège formée par l'assise génératrice externe d'une tige ou d'une racine, et permettant les échanges gazeux. Les fentes sombres d'un bouchon de liège sont des lenticelles.

lépidotriche. *n.* Rayon ossifié qui soutient les nageoires des Poissons Ostéichthyens.

leptoïde. *n.* Cellule présente dans la tige des Mousses, comparable à celles du liber des plantes à fleur. Les leptoïdes entourent des hydroïdes qui ressemblent à du bois, quoiqu'elles soient, le plus souvent, non lignifiées.

leptotène. *n.* Début de la prophase méiotique caractérisé par l'apparition des chromosomes sous forme de longs filaments grêles.

leucocyte. *n.* Syn. de *globule blanc.*

leucose. *n.* Maladie virale maligne des globules blancs dont la multiplication anarchique est le symptôme essentiel.

leurre. *n.* Objet utilisé dans l'étude du comportement animal, et destiné à provoquer une séquence comportementale en trompant le sujet expérimenté.

levain. *n.* Mélange de micro-organismes susceptibles de provoquer une fermentation dont le dégagement gazeux fera lever une pâte (pain ou fromage.)

levallois. *n.* Type de technique utilisée par certaines civilisations préhistoriques qui consiste à produire des éclats de pierre.

lévogyre. *adj.* Qui dévie vers la gauche le plan de polarisation de la lumière polarisée.

L.F.R.F. Voir *Luteinising-Folliculo-Releasing-Factor.*

L.H. Voir *Luteinising-Hormone.*

liaison. *n.* En génétique, situation de deux allèles qui ne ségrègent pas étant donné leur localisation sur le même chromosome.

liaison hydrogène. Liaison chimique, lâche, se faisant par l'intermédiaire d'un atome d'hydrogène qui, son électron étant engagé dans une liaison ordinaire de covalence, voit son proton libre de manifester sa charge positive et d'attirer une charge négative voisine.

liber interne. Liber situé à l'intérieur du bois, qui se présente en massifs séparés de ce dernier par du parenchyme. Se rencontre surtout chez les Gamopétales et les Cucurbitacées.

libido. *n.* Terme psychanalytique proposé par Freud pour désigner l'énergie fondamentale de l'être vivant, telle qu'elle se manifeste par la sexualité principalement.

liège. *n.* Tissu constitué de cellules mortes, aplaties, à parois incrustées d'une substance légère et résistante, la subérine. Formé vers l'extérieur par une assise génératrice, née dans l'écorce de la tige ou de la racine, et qui produit vers l'intérieur une nouvelle écorce (écorce secondaire).

ligne latérale ou **système latéral.** Système sensoriel formé par une disposition régulière de papilles situées sur le côté du corps d'un Poisson, par exemple, et qui recueille les variations de pression de l'eau.

ligne primitive. Sillon longitudinal renflé antérieurement en un nœud de Hensen et résultant de la gastrulation d'un œuf d'Oiseau p. ex.

lignée. *n.* Au cours de l'évolution, série d'espèces nées successivement les unes à partir des autres.

lignée pure. Souche homozygote pour un gène considéré. *Ex.* Drosophile de type « sauvage » à yeux rouges.

lignine. *n.* Substance s'incrustant dans les parois des cellules du bois, responsable de la lignification. Polymère de composés aromatiques à fonction aldéhyde. Difficilement attaquable, elle est pourtant décomposée par certains Champignons.

lignivore. *adj.* Qui peut se nourrir de lignine.

ligule. *n.* Formation membraneuse ventrale de la surface de diverses feuilles et pièces florales (surtout les Lycopsides et les Angiospermes) de signification variable. Vascularisée ou non.

limaçon. *n.* Syn. de *cochlée.*

limbe. *n.* Partie plate d'une feuille, portée par la queue, ou pétiole.

lipase. *n.* Enzyme dégradant les lipides en séparant les acides gras et le glycérol.

lipoïde. *n.* Ancien terme désignant les substances, en particulier lipidiques, miscibles à divers solvants, notamment aux narcotiques (chloroforme, éther).

lipoprotéine. *n.* Hétéroprotéine dont le groupement prosthétique est lipidique. Le sérum sanguin, les membranes cellulaires en contiennent.

liquide amniotique. Liquide remplissant la cavité amniotique de l'embryon.

liquide céphalo-rachidien. Liquide organique qui circule dans les ventricules de l'encéphale et dans l'axe de la moelle épinière.

liquide interstitiel. Liquide présent entre les cellules d'un tissu, sécrété par certaines d'entre elles ou provenant d'autres tissus.

lissencéphale. *adj.* Qualifie le cerveau de certains Vertébrés, dépourvu ou faiblement pourvu de circonvolutions.

lithique. *adj.* Qui est constitué par de la pierre.

lithophile. *adj.* Qui recherche la présence de pierres.

lobe polaire. Portion du pôle végétatif de l'œuf du dentale (Mollusque) qui conduira à la formation du mésoderme de l'embryon.

lobes optiques. Syn. de *tectum.*

loculicide. *adj.* **(déhiscence).** Qui se produit suivant une fente longitudinale au milieu du dos des carpelles constituant le fruit.

locus. *n.* 1° Emplacement d'un gène ou de ses allèles sur un chromosome. 2° Région délimitée de l'encéphale et impliquée dans une séquence comportementale précise.

loge pollinique. *n.* Cavité résultant de la fusion des deux sacs polliniques situés d'un côté de l'anthère d'une étamine, par désorganisation de la cloison du connectif qui les sépare. Il y a donc deux loges par anthère. Chaque loge s'ouvre, en général, par une fente longitudinale, mais parfois par un pore.

loi de Cope. Hypothèse selon laquelle, dans un phylum donné, ce sont les formes les moins spécialisées qui sont le plus affectées par l'évolution.

loi de Dollo. Principe selon lequel un organe perdu au cours de l'évolution ne réapparaît jamais. S'il le fait, il n'est pas semblable à celui qu'il remplace.

loi de Hardy-Weinberg. Loi qui postule que la fréquence génique dans une population est constante si aucun facteur nouveau ne perturbe l'équilibre de la population.

lombaire. *adj.* Qui concerne les lombes, c'est-à-dire la région située en arrière de l'abdomen : vertèbres lombaires, douleurs lombaires.

lordose. *n.* Accentuation exagérée de la courbure rachidienne lombaire chez certains Hominidés.

lucifuge. *adj.* Se dit d'un organisme fuyant la lumière.

luciphile. *adj.* Se dit d'un organisme recherchant la lumière.

Lugol (liquide de). Solution d'iode et d'iodure de potassium dans l'eau. Utilisé comme fixateur et colorant des cellules, en particulier des Bactéries dans la méthode de Gram. Syn. d'*eau iodo-iodurée.*

lumière polarisée. Lumière ayant traversé certains corps ou ayant été réfléchie par un miroir *(polariseur)* et ne vibrant plus que suivant un plan dit de polarisation. Le même dispositif placé à angle droit par rapport à ce plan empêchera le passage d'une telle lumière. C'est alors un *analyseur.* Si entre les deux se trouve une substance qui dévie plus ou moins ce plan, plus ou moins de lumière franchira l'analyseur.

Luteinising-Folliculo-Releasing-Factor ou **L.F.R.F.** Neuro-hormone hypothalamique stimulant la sécrétion par l'antéhypophyse des gonadotropes F.S.H. et L.H.

Luteinising-Hormone ou **L.H.** Hormone de l'antéhypophyse provoquant la formation du corps jaune après l'ovulation.

lutte intégrée. Méthode de lutte contre les parasites des cultures faisant intervenir des moyens biologiques et chimiques.

lymphocytes. *n.* Type de *globules blancs* mononucléaires de petite taille caractérisés par leur noyau volumineux et leur cytoplasme réduit. Ils interviennent, par sécrétion d'*anticorps,* dans la défense de l'organisme contre les microbes.

lymphomatose. *n.* Maladie virale maligne caractérisée par une multiplication pathologique des cellules lymphatiques.

lyophilisation. *n.* Méthode de conservation des produits organiques. Elle consiste à congeler les produits (— 26 °C au minimum) et à les déshydrater sous vide (0,1 mm de mercure).

lysogénie. *n.* Possibilité qu'ont certains virus de donner des *prophages.*

lysosome. *n.* Vésicule du cytoplasme contenant des enzymes hydrolytiques (phosphatases, ribonucléases, etc.). Formés par l'appareil de Golgi ou l'ergastoplasme. Ces *lysosomes primaires* s'unissant à des vacuoles leur apportent leur enzyme et en font des *lysosomes secondaires,* où pourront être hydrolysés les produits exogènes ou endogènes contenus d'abord dans la vacuole.

M

macro-élément. *n.* Élément chimique qui doit être présent en grande quantité dans l'alimentation car il entre dans la constitution des structures de base du corps. Voir *micro-élément.*

macrofaune. *n.* Groupement d'animaux de taille relativement grande (4 à 80 mm). *Ex.* Annélides, Mollusques, Araignées, etc.

macromère. *n.* *Blastomère* de grande taille provenant d'une division inégale de l'œuf.

macronucléus. *n.* Le gros noyau polyténique (à brins de chromatine multipliés) des Infusoires ciliés. Dégénère lors de la conjugaison. Voir *micronucléus.*

macrophage. *adj.* Qualifie un animal qui se nourrit de grosses proies.

macroplancton. *n.* Plancton constitué d'organismes visibles à l'œil nu.

macroscopique. *adj.* De taille telle qu'il peut être observé à la loupe.

macules. *n.* Plages sensorielles de l'oreille interne des Vertébrés comportant des cellules ciliées sensibles et des cellules de soutien.

magdalénien. *adj.* Qualifie la dernière civilisation du Paléolithique, caractérisée par le grand développement de l'industrie de l'os et de l'art pariétal. Elle fut découverte dans la grotte de la Madeleine à Tursac (Dordogne).

magnum. *n.* Portion glandulaire de l'oviducte des Oiseaux sécrétant l'albumine de l'œuf.

maladie du cri du chat. Affection héréditaire de l'homme due à la perte d'un segment du bras court du chromosome 5. Les malades poussent des cris aigus et plaintifs et montrent souvent un retard psychomoteur important.

maladie de Newcastle. Maladie virale dite pseudo-peste des Oiseaux.

maladie de Parkinson. Maladie nerveuse, due à une lésion des corps striés, qui se traduit par un tremblement de repos joint à la rigidité et à une difficulté de mouvement.

maladie du « ring spot ». Maladie virale des feuilles de tabac caractérisée par des taches annulaires concentriques.

maladie de Tay-Sachs. Affection neuro-musculaire héréditaire s'observant surtout chez les Juifs d'Europe centrale.

mallee. *n.* Formation végétale australienne ressemblant à la garrigue et comprenant des eucalyptus et des acacias.

maltase. *n.* Enzyme dégradant le maltose en glucose, par séparation des deux éléments de glucose α qui constituent sa molécule.

maltose. *n.* Ose formé de deux molécules de glucose α liées de manière que le groupe réducteur (fonction aldéhyde) de l'une soit libre : il est donc réducteur, à la différence du *tréhalose.*

mammalien. *adj.* 1° Qui présente certains caractères de Mammifère. 2° Qui se rapporte aux Mammifères.

mangrove. *n.* Groupement de végétaux comprenant des arbres et s'étendant, en zone tropicale, au bord de la mer ou à l'embouchure des fleuves.

mannose. *n.* Sucre voisin du glucose, constitutif, notamment, des glycoprotéines.

manomètre. *n.* Appareil destiné à la mesure de la pression d'un fluide (gaz ou liquide).

marnage. *n.* Amplitude des marées ou hauteur séparant une haute mer de la basse mer suivante.

marquée. *adj.* **(substance).** Dont un des atomes a été rendu radioactif. Différents procédés analytiques permettent de suivre le trajet de cette substance dans l'organisme.

marsupiaux. *n.* Sous-classe de Mammifères dont les représentants n'ont pas recours à la présence d'un *placenta* pour leur développement. Les jeunes, qui naissent très tôt, sont portés et allaités dans une poche ventrale de la mère : le marsupium.

mastocyte. *n.* Cellule du tissu conjonctif non phagocytaire, à cytoplasme bourré de granulations métachromatiques.

masse atomique. Masse d'un volume de corps simple représentant $6{,}023.10^{23}$ atomes de celui-ci. La masse atomique de l'hydrogène est de 1 g.

matériel génétique. Ensemble des substances qui transmettent les caractères héréditaires.

mattoral. *n.* Formation végétale américaine ressemblant à la garrigue et contenant des essences comme le boldo et le quillay.

méat. *n.* Petit espace, en particulier celui que laissent entre elles plusieurs cellules dont les parois sont imparfaitement soudées (méat intercellulaire). Un parenchyme lacuneux montre des méats relativement importants.

mécanisme. *n.* Doctrine suivant laquelle le fonctionnement des êtres vivants ne met en cause que des phénomènes physico-chimiques. N'est pas incompatible avec le *vitalisme,* qui ne distingue les vivants que par leur organisation.

mécanorécepteur. *n.* Récepteur sensoriel sensible aux variations de pression ou aux vibrations de l'air. *Ex.* Fuseau neuro-musculaire.

méconium. *n.* Substances de déchet accumulées dans le tube digestif de nombreux animaux lors de leur développement embryonnaire et qui sont rejetées lors de l'éclosion ou de la naissance.

médiateurs chimiques. Substances chimiques labiles sécrétées à l'extrémité des fibres nerveuses et facilitant depuis celles-ci la transmission de l'influx nerveux à un organe périphérique, un muscle p. ex.

méduse. *n.* Forme sexuée libre de certains polypes de Cnidaires dont les déplacements permettent la dissémination de l'espèce (généralement fixée).

mégafaune. *n.* Groupement d'animaux de taille importante (80 mm à 1,50 m) creusant des terriers dans le sol.

mégalophage. *adj.* Qualifie un organisme se nourrissant de proies de taille visible.

mégaphorbiée. *n.* Groupement montagnard de hautes herbes comprenant le lis martagon, la grande astrance, l'aconit...

méiose. *n.* Ensemble de deux divisions cellulaires successives par lesquelles une cellule mère fournit quatre cellules filles possédant moitié moins de chromosomes qu'elle-même.

mélanine. *n.* Pigment noir de la peau, des cheveux, etc.

mélanisme. *n.* Aptitude qu'ont certains organismes à fabriquer des pigments mélaniques sous l'action du milieu. Ce phénomène peut donner prise à la sélection et provoquer l'apparition de nouvelles races.

mélasse. *n.* Résidu sirupeux riche en glucides, provenant de la fabrication du sucre après traitement de la plante sucrière.

melphalan ou **sarcolysine.** *n.* « Moutarde à l'azote » synthétisée sur le modèle de l'ypérite. Possède comme celui-ci les deux groupes — $(CH_2)_2Cl$, liés ici à un N porteur lui-même d'un groupe phényl-β-alanine. Utilisé notamment dans le traitement du myélome.

membrane. *n.* 1° Couche limitant la cellule toute entière et ses organites. Peut s'étendre à l'intérieur de ceux-ci. Les membranes sont formées de molécules de lipides et de protides. Au niveau des membranes se trouvent certaines substances comme la chlorophylle, ou diverses enzymes (sur la membrane interne des mitochondries, par exemple). Les membranes remplissent une fonction primordiale dans la régulation des échanges entre la cellule et le milieu ou entre les organites eux-mêmes. 2° A l'échelle des organismes, le terme de membrane désigne un tissu en forme de lame mince.

membrane basale. Pellicule non cellulaire située entre un tissu épithélial et le tissu voisin (tissu conjonctif). Assure la solidité de l'épithélium, dont les cellules lui sont très solidement adhérentes.

membrane chorio-allantoïdienne. Enveloppe protectrice des embryons de Vertébrés amniotes constituée par l'association du *chorion* et de l'*allantoïde.*

membrane coquillière. Membrane formée de deux feuillets et qui entoure l'*albumen* de l'œuf des Oiseaux.

membrane unitaire. Membrane cellulaire simple mais apparaissant après fixation osmique, sous forme de deux lignes sombres de part et d'autre d'une zone claire. Supposée identique chez tous les organites. La membrane cytoplasmique est formée d'une seule couche d'une telle membrane, celle des mitochondries et des plastes de deux couches. Les membranes unitaires ont en fait une structure sans doute différente d'un organite à l'autre.

méninges. *n.* Membranes protectrices et nourricières du système nerveux central des Vertébrés.

ménisque. *n.* Disque cartilagineux situé entre les deux os d'une articulation. *Ex.* Au niveau du genou.

menstruation. *n.* Chez la femme, et quelques autres femelles de Mammifères, émission sanguine marquant la fin d'un cycle sexuel au cours duquel la fécondation n'est pas intervenue. Correspond à la destruction des structures utérines mises en place pour recevoir l'œuf, qui se serait formé si la fécondation avait eu lieu.

menstruel. *adj.* Qui concerne la menstruation.

méristème. *n.* Ensemble de cellules se divisant activement et contribuant à la croissance d'un organe, soit dans un plan, soit dans les trois dimensions. On distingue : des *méristèmes apicaux,* situés au sommet d'une tige ou d'une racine ; des *méristèmes intercalaires,* situés entre deux zones de tissus plus âgés, dont les cellules ne se divisent plus et qu'ils ont précédemment engendrées ; des *méristèmes marginaux,* situés au bord d'un organe plan et dont l'activité engendre ce dernier, qui grandit alors par croissance marginale.

méristème secondaire. Tissu méristématique ne dérivant pas directement de l'apex de la tige ou de la racine, et où se mettent en place les éléments de la plante, mais formé par reprise de l'activité dans certaines zones des organes déjà constitués, comme entre le bois et le liber, ou au sein de l'écorce.

méroplancton. *n.* Plancton constitué d'organismes qui ne sont pas planctoniques durant toute leur vie.

mésarche. *adj.* Qui se différencie à partir de son milieu et dont les éléments les plus jeunes sont à la périphérie. Se dit d'un faisceau de bois.

mésencéphale. *n.* Vésicule embryonnaire postérieure constitutive du cerveau des Vertébrés et au niveau de laquelle se différencient les lobes optiques.

mésenchyme primaire. Amas de cellules provenant des *micromères* et migrant dans le blastocèle de la blastula de l'oursin.

mésenchyme secondaire. Formation dérivant du *mésenchyme primaire* et des vésicules cœlomiques chez la blastula d'oursin.

mésoblaste. *n.* Feuillet moyen de la *gastrula* qui est à l'origine du cœlome et de deux masses embryonnaires latérales qui sont chacune constituées de trois parties : dorsalement les somites, latéralement les mésomères et ventralement les lames latérales. Les somites édifieront le derme de la peau, la musculature de la paroi du corps et les ébauches vertébrales. Les mésomères constitueront les tubes urinaires, et les lames latérales seront à l'origine des muscles lisses et du tissu conjonctif.

mésoderme. *n.* Feuillet cellulaire de l'embryon situé entre l'ectoderme et l'endoderme. Il est à l'origine des éléments du tissu conjonctif, du squelette, des muscles, du sang, des organes excréteurs et des glandes reproductrices. N'existe que chez les animaux triploblastiques.

mésogène. *adj.* Voir *syndétochéile.*

mésolithique. *n.* Période comprise entre le Paléolithique (— 12 000 avant J.-C.) et le Néolithique (— 6 000 avant J.-C.), caractérisée par un grand développement de l'habitat.

mésonéphron ou **mésonéphros.** *n.* Rein secondaire apparaissant en arrière du *pronéphros* et devenant fonctionnel chez les adultes des Poissons et Amphibiens. Cet organe est transitoire chez les Reptiles, les Oiseaux et les Mammifères, et évolue en un *métanéphron*.

mésofaune. *n.* Groupement d'animaux de petite taille (0,2 à 4 mm) qui ont besoin d'humidité pour respirer. *Ex.* Acariens, Myriapodes, Insectes.

mésophile. *adj.* Caractérise un organisme vivant ayant des besoins en eau modérés.

mésophylle. *n.* Tissu fondamental chlorophyllien de la feuille, comprenant le parenchyme lacuneux et le parenchyme palissadique.

mésothélium. *n.* Épithélium de revêtement constituant la paroi cœlomique des animaux cœlomates.

métabolisme. *n.* Ensemble des transformations chimiques aboutissant aux synthèses *(anabolisme)* ou aux dégradations *(catabolisme)* de substances présentes dans une cellule ou un organisme vivant.

métabolisme intermédiaire. Ensemble des réactions biochimiques impliquées dans la transformation des molécules composant les aliments pour entretenir l'activité cellulaire.

métamère. *n.* Motif structural répété plusieurs fois de façon identique ou comparable dans l'organisation d'un être vivant. *Ex.* Les anneaux des Arthropodes, les phyllomes des plantes à fleurs.

métamorphisme. *n.* Transformation, à l'état solide, des roches, dans des conditions physiques définies, et correspondant à des processus endogènes (en dessous de la surface du sol). Ensemble de ces processus affectant la minéralogie et souvent la texture des roches initiales.

métanéphron ou **métanéphros.** *n.* Rein tertiaire, se différenciant en arrière du *mésonéphron* et correspondant à l'organe fonctionnel des adultes des Reptiles, des Oiseaux et des Mammifères.

métaphase. *n.* Seconde phase de la mitose au cours de laquelle les chromosomes, fissurés en deux chromatides et appariés par couples, sont disposés dans le plan équatorial du fuseau de division.

métaphyse. *n.* Ensemble de travées osseuses formant une zone transitionnelle d'os spongieux sur toute la largeur de la diaphyse.

métastase. *n.* Tumeur issue de la multiplication d'une cellule tumorale séparée d'une tumeur existant ailleurs dans l'organisme. La métastase a pénétré dans les vaisseaux sanguins ou lymphatiques, où elle a été transportée.

métaxylème. *n.* Bois primaire formé tardivement dans un faisceau, après la fin de l'allongement de celui-ci. Il restera donc fonctionnel, alors que le *protoxylème* aura été étiré et rendu inapte à la conduction de l'eau.

métecdysis. *n.* Troisième étape de la mue des Crustacés durant laquelle le tégument s'imprègne de calcaire pour former la carapace.

métencéphale. *n.* Vésicule embryonnaire à l'origine du cervelet des Vertébrés.

météorite. *n.* 1° Masse de matière d'origine spatiale tombée sur la Terre, où elle peut déterminer des cratères. 2° En général, toute masse spatiale tombant sur un astre comme la Lune.

météoritique. *adj.* Qui concerne les météorites.

méthode. *n.* Succession raisonnée de techniques utilisées lors d'un travail manuel ou d'une démarche intellectuelle.

méthode d'Altmann. Méthode cytologique dans laquelle le tissu est fixé par un mélange d'acide osmique et de bichromate de potassium, puis coloré à la fuchsine acide anilinée. Les mitochondries sont alors colorées en rouge.

méthode sandwich. Technique d'immunofluorescence dans laquelle un premier immunsérum est mis en présence de l'antigène à détecter dont il est spécifique et auquel il se fixe. Un second immunsérum, préparé avec un autre animal contre le premier immunsérum, est couplé à une molécule fluorescente. Appliqué à la première préparation, il se fixe au premier immunsérum, lui-même lié à l'antigène originel, et permet par sa molécule fluorescente de localiser celui-ci indirectement.

méthode des sections sériées. Méthode permettant de connaître la structure interne des fossiles : on procède par une usure régulière, très progressive, et chaque étape successive s'accompagne d'un dessin ou d'une photographie.

méthode Steemann-Nielsen. Méthode de mesure de l'assimilation par le plancton du carbone radioactif (C_{14}) fourni sous forme de bicarbonate. Cette valeur permet d'évaluer la *productivité primaire* d'un écosystème.

méthode de Thiéry. Technique permettant la mise en évidence des polysaccharides au microscope électronique, par fixation à leur niveau, après traitement convenable, de protéinate d'argent, dont les grains sont alors visibles.

méthylation. *n.* Fixation de radicaux méthyle —CH_3, sur les fonctions alcool d'une substance organique en particulier, par action de l'iodure de méthyle. Il y a formation de liaisons éther-oxyde.

méthylglucose. *n.* Glucose dont les fonctions alcool ont été méthylées. On parlera de mono-, di-, tri-, ou tétraméthylglucose. Seules les fonctions —OH libres sont méthylées, ce qui permet de localiser, après hydrolyse, celles qui étaient engagées dans des liaisons osidiques. Les autres oses sont aussi méthylables.

métissage. *n.* Mélange de deux sous-espèces (ou de deux races d'une même espèce) qui donne des individus possédant des caractères propres à l'un et à l'autre de leurs parents.

miasme. *n.* Anciennement, émanation susceptible d'entraîner l'apparition de maladies.

micro-analyse. *n.* Analyse chimique effectuée sur de très petites quantités de produits.

microbiologie. *n.* Étude des micro-organismes, en particulier des Bactéries et de leurs effets pathogènes ou écologiques.

microcéphalie. *n.* Atrophie du cerveau qui provoque certains troubles fonctionnels, moteurs ou psychiques.

microcinématographie. *n.* Obtention de films cinématographiques par prises de vue au microscope.

microclimat. *n.* Caractéristiques climatiques d'un milieu extrêmement limité : zone située sous une pierre, dans une anfractuosité de tronc d'arbre, etc. Souvent confondu avec *climat local*, qui s'applique à une zone plus vaste : espace abrité par une falaise, par un bouquet d'arbres, etc.

microdissection. *n.* Dissection de cellules et de tissus à l'échelle du microscope, grâce à un micromanipulateur.

micro-élément. *n.* Élément chimique qu'il suffit à l'organisme d'ingérer en très petite quantité. Tout en étant essentiel, il n'agit que comme catalyseur de réactions biologiques, et les quantités requises en sont très faibles. Syn. *oligo-élément.*

microfaune. *n.* Groupement d'animaux dont la taille est inférieure à 0,2 mm et qui vivent dans les interstices. *Ex.* Protozoaires, Vers Nématodes, Rotifères.

microforge. *n.* Instrument chauffant destiné à préparer des outils de verres utilisables à l'échelle cellulaire lors de micromanipulations.

micro-incinération. *n.* Combustion par l'effet de la chaleur d'une préparation microscopique, dont les cendres restent en place. Leur composition pourra être caractérisée et la constitution minérale du tissu en sera déduite.

micromanipulateur. *n.* Instrument permettant les *micromanipulations* : les micro-outils qu'il utilise sont portés par des supports, commandés par l'expérimentateur grâce à un système de démultiplication des mouvements, soit mécanique, soit (mieux) pneumatique *(micromanipulateur de Fontbrune)*.

micromanipulation. *n.* Opération se déroulant à l'échelle des structures visibles au microscope optique (énucléation d'une cellule, injection d'un noyau dans une cellule, etc).

micromère. *n.* *Blastomère* de petite taille provenant d'une division inégale de l'œuf.

micromérisme. *n.* Doctrine d'après laquelle la substance vivante présente une organisation submicroscopique, intermédiaire entre sa morphologie visible et la disposition de ses molécules constituantes.

micron. *n.* Ancien nom du micromètre, ou millième de millimètre. S'abrégeait μ. Le micromètre s'abrège μm.

micronoyau. *n.* Portion de chromatine isolée lors de mitoses perturbées, par la colchicine notamment. Les micronoyaux sont voués à la dégénérescence. Ne pas confondre avec le *micronucléus* des Infusoires ciliés, qui est leur noyau normal et essentiel.

micronucléus. *n.* Le petit noyau normal (non polyténique) des Infusoires ciliés. C'est le noyau essentiel : il subit la réduction chromatique lors de la conjugaison pour donner un gamète.

micro-organisme. *n.* Organisme de petite taille, en général unicellulaire.

microphage. *adj.* Qualifie un organisme se nourrissant de fines particules présentes dans l'eau ou le sol. *Ex.* Vers, Crustacés, etc.

microphagie. *n.* Absorption de Bactéries par phagocytose.

microplancton. *n.* Plancton constitué par des organismes microscopiques dont la taille varie de 50 μm à quelques millimètres.

micropyle. *n.* Petit orifice, en particulier celui de l'ovule, percé dans un ou dans les deux téguments; c'est en général par lui que le tube pollinique pénètre dans le nucelle pour atteindre le sac embryonnaire.

microscope composé. Microscope comportant au moins deux lentilles : un objectif et un oculaire.

microscope électronique. Microscope utilisant un rayonnement d'électrons à la place de la lumière.

microscope optique. Le microscope ordinaire, utilisant les rayons lumineux. Il vaut mieux dire *microscope photonique*.

microscope simple. Microscope comportant une seule lentille ou un dispositif fonctionnant comme tel. C'est en fait une forte loupe.

microsomes. *n.* Particules correspondant à des fragments de réticulum endoplasmique isolés d'abord par centrifugation avant que le réticulum ait pu être vu au microscope électronique.

microstructure. *n.* Structure trop ténue pour être décelée, même au microscope électronique.

microtome. *n.* Instrument permettant de préparer des sections très minces de tissus le plus souvent préalablement inclus dans un milieu résistant, de façon à pouvoir les observer par transparence au microscope photonique ou électronique. Les coupes obtenues doivent mesurer de 5 à 30 μm pour l'observation au microscope photonique, et 50 nm par exemple (500 Å) pour le microscope électronique.

microtome à congélation. Microtome grâce auquel on débite un objet non inclus dans un milieu dur (paraffine) mais congelé sans fixation préalable. Les structures vitales ne sont pas mises en danger par la fixation, mais en général les coupes doivent être bien plus épaisses.

microtubule. *n.* Organite en forme de tube.

microvillosité. *n.* Dilatation en doigt de gant de la membrane cytoplasmique dont l'aspect est comparable à celui d'une villosité intestinale (laquelle est faite de nombreuses cellules).

microvirus. *n.* Selon la classification LHT (Lwoff, Horne et Tournier), virus possédant 12 capsomères.

migrateur. *adj.* Susceptible de se déplacer par ses propres moyens ou emporté par une autre structure. Se dit aussi de cellules, de parasites à l'intérieur d'un organisme, etc.

migration du milieu. Déplacement des conditions écologiques d'une région donnée. *Ex.* Le refroidissement de la mer au Miocène a provoqué le déplacement des Strombes (Gastéropodes) vers des régions plus chaudes, au sud.

milieu intérieur. Ensemble des substances constituant une phase liquide en contact avec toutes les cellules de l'organisme et susceptible de les alimenter ainsi que de coordonner leur action, et qui est maintenue plus ou moins stable et indépendante du monde externe *(homéostasie)*.

milliéquivalent. *n.* Millième d'un « équivalent », c'est-à-dire du quotient de la masse « atomique » d'un ion en g par sa valence. Un « équivalent » par litre donne une solution normale de l'ion, un milliéquivalent par litre une solution « millinormale ».

mimétisme. *n.* Phénomène par lequel un animal peut prendre la forme ou la couleur du substrat sur lequel il est posé.

mindélien. *adj.* Qualifie la période de glaciation européenne de l'ère quaternaire. Comprise entre — 500 000 ans à — 250 000 ans, elle correspond à la civilisation acheuléenne du Paléolithique inférieur.

minéralisation. *n.* Processus de transformation des éléments organiques en éléments minéraux par l'activité des micro-organismes ou lors de l'analyse chimique.

mitochondrie. *n.* Organite cytoplasmique des Eucaryotes, formé de deux membranes concentriques, l'interne produisant des invaginations vers l'intérieur. Porteur d'une partie des enzymes nécessaires à la respiration cellulaire.

mitomycine. *n.* Substance antibiotique qui bloque la synthèse d'ADN.

mitose. *n.* Division du noyau d'une cellule en deux noyaux fils, ces derniers conservant le même nombre de chromosomes que la mère. *P. ext.* Division de la cellule elle-même, ce qui implique celle de son cytoplasme, ou cytodiérèse.

mobilisation. *n.* Mise à l'état mobile, en solution, d'un élément préalablement engagé dans une combinaison insoluble. *Ex.* Le calcium des os est susceptible d'être *mobilisé* sous forme d'ions Ca^{++} dans le sang.

moder. *n.* Sol à humus neutre.

moelle. *n.* 1° En général, tout tissu situé au cœur d'un organe et entouré de tissus différents. Le plus souvent de consistance molle. 2° *Particult.* Chez les plantes à fleurs, tissu situé à l'intérieur du cylindre.

moelle osseuse. Tissu conjonctif hématopoïétique présent dans la diaphyse des os longs. Au même titre que la rate, il participe à la formation des cellules sanguines.

molarité. *n.* Nombre de *moles* de soluté (molécules-gramme) présentes dans un litre de solution.

mole. *n.* Ensemble de $6{,}023.10^{23}$ molécules d'un composé chimique. Sa masse est la masse moléculaire, somme des masses atomiques des atomes constitutifs. Syn. de *molécule-gramme*.

molécule. *n.* Unité de structure d'un composé chimique, constitué d'atomes de nature et de nombre définis, liés de diverses manières. L'identité du composé est perdue si la molécule est rompue.

mollusques. *n.* Embranchement animal dont les représentants sont des Métazoaires à corps mou et non segmenté, enveloppé dans une coquille. Suivant leur morphologie et l'importance de leur coquille, on distingue : les Lamellibranches, les Gastéropodes, etc.

mongolisme ou **trisomie 21.** Anomalie héréditaire de l'homme due soit à la présence d'un chromosome 21 surnuméraire (trisomie 21), soit plus rarement à une *translocation* entre le chromosome 21 et l'un des chromosomes, 13, 14 ou 15.

monocaténaire. *adj.* Qualifie les acides nucléiques lorsqu'ils forment une spirale simple.

monochasium. *n.* Ensemble ramifié dans lequel un seul bourgeon axillaire s'est développé à l'état floral ou végétatif, tandis que l'apex du rameau père formait une fleur ou s'arrêtait de croître. Si l'ensemble est végétatif, on parle aussi de *monopode*.

monocytes. *n.* Type de *globules blancs* mononucléaires de grande taille à noyau globuleux et à cytoplasme hyalin. Ils « nettoient » l'organisme, par digestion intracellulaire, de tous les débris tissulaires.

monofactoriel. *adj.* Caractérise un croisement où un seul couple d'allèles est en ségrégation.

monogenèse. *n.* Théorie selon laquelle tous les êtres vivants proviendraient d'une unique cellule initiale.

monogénique. *adj.* Qualifie un caractère contrôlé par un seul gène.

monohybridisme. *n.* Croisement entre deux parents qui ne se distinguent que par un seul caractère : couleur des plumes; ailes longues ou courtes, chez la drosophile etc.

monoïque. *adj.* **(plante).** Qui possède les deux sexes sur le même pied.

monophage ou **sténophage.** *adj.* Caractérise un Insecte ne mangeant qu'une seule plante. *Ex.* Le ver à soie se nourrit exclusivement de mûrier.

monophylétisme. *n.* Doctrine selon laquelle un groupe d'êtres vivants, et en particulier toute l'humanité, dérive d'un ancêtre unique.

monostomatique. *adj.* Qualifie une glande dont la sécrétion s'effectue par un canal excréteur unique.

monotypisme. *n.* Hypothèse selon laquelle une espèce n'apparaît qu'en un seul lieu.

monstre. *n.* Être de forme différente de celle des individus de son espèce, parce que l'application des lois de son développement a été empêchée ou modifiée dans sa localisation ou son intensité.

mor. *n.* Humus acide favorable au développement des Champignons.

morphographie. *n.* Figuration à l'aide de schémas parlants des formes caractéristiques des corps solides naturels, en particulier des organes.

morphollaxie. *n.* Type de régénération au cours de laquelle des tissus déjà différenciés se réorganisent pour donner de nouvelles structures.

morphose. *n.* 1° Syn. d'*accommodat*. 2° Forme monstrueuse.

mort absolue. Cessation de la vie d'un organisme au niveau de toutes les cellules et particulièrement des cellules du cerveau.

mort apparente. Arrêt de la respiration et de la circulation chez les organismes supérieurs.

mosaïque. *n.* Tachetures des feuilles de certains végétaux qui manifestent la présence d'une maladie virale. *Ex.* La mosaïque du tabac.

mosaïque (développement en). Développement au cours duquel les différents blastomères ont une destinée fixée très tôt et continuent à former les parties embryonnaires ainsi déterminées même si on les sépare de leurs voisins.

motivation. *n.* Pulsion qui provoque un comportement instinctif ou intelligent.

motoneurone. *n.* Neurone moteur des Vertébrés.

moule. *n.* 1° *Moule interne.* Remplissage minéral laissé dans un sédiment par la dissolution d'une coquille et reproduisant plus ou moins fidèlement l'aspect de la face interne du squelette. 2° *Moule externe.* Empreinte dans le sédiment laissé par un fossile.

moustérien. *adj.* Qualifie une période préhistorique du milieu du Paléolithique dont la découverte fut faite près du village de Moustier (Dordogne).

moût. *n.* Mélange généralement constitué de fruits écrasés qui, après fermentation, donne une boisson alcoolisée.

mouvement brownien. Agitation de particules très petites (1 µm), due au choc des molécules du milieu dans lequel elles se trouvent.

mouvement eustatique. Changement uniforme du niveau de la mer, à l'échelle du globe, provoquant selon les cas une émersion ou une submersion des marges continentales.

mouvements morphogénétiques. Mouvements actifs, orientés et coordonnés des *blastomères* aboutissant à l'acquisition de la forme et de la structure de l'embryon. *Ex.* Invagination, épibolie.

mucopolysaccharides. *n.* Glucides complexes liés à des protéines, présents en grande quantité dans la substance fondamentale des tissus conjonctifs notamment.

mull. *n.* Humus de type calcique favorable au développement des Bactéries cellulolytiques.

muqueuse. *n.* Couche pluricellulaire interne d'organes des Vertébrés. Elle contient principalement un épithélium interne constitué par des cellules muqueuses ou séreuses, des cellules absorbantes et un chorion conjonctif externe.

muqueuse utérine. Syn. d'*endomètre*.

muscle abducteur. Muscle qui écarte un membre du corps.

muscle adducteur. Muscle qui rapproche un membre du plan médian du corps.

muscle dépresseur. Muscle qui abaisse un membre ou une partie du corps.

muscle élévateur. Muscle qui élève un membre ou une partie du corps.

muscle extenseur. Muscle dont la contraction ouvre l'angle entre deux os.

muscle fléchisseur. Muscle dont la contraction ferme l'angle formé par deux os.

muscle fusiforme. Muscle dont les fibres sont parallèles à la direction de l'effet et qui possède deux extrémités tendineuses.

muscle oculomoteur. Muscle fixé sur le globe oculaire et dont la contraction oriente l'œil.

muscle penné. Muscle dont les fibres prennent une direction oblique par rapport à leur point de fixation, qui se fait par des aponévroses.

muscle péronier antérieur. Muscle de la jambe humaine qui s'est développé avec l'apparition de la station debout.

muscle protracteur. Muscle qui tire vers l'avant du corps.

muscle rétracteur. Muscle qui tire vers l'arrière du corps.

muscle sterno-cléidomastoïdien. Muscle du cou particulièrement développé chez l'homme, qui s'insère, d'une part, sur la base du crâne et, d'autre part, à la partie supérieure du *sternum* et de la *clavicule*.

musculeuse. *n.* Enveloppe musculaire externe du tube digestif des Vertébrés p. ex. constituée de fibres lisses disposées en un double manchon interne (formé de fibres circulaires) et externe (fait de fibres longitudinales).

mutagène. *n.* Agent physique ou chimique susceptible de provoquer l'apparition de mutations.

mutagenèse. *n.* Expérimentation qui consiste à provoquer des *mutations* par l'action d'agents mutagènes.

mutant. *n.* Individu dont le *génome* a été soumis à une ou plusieurs *mutations.*

mutation. *n.* Altération des facteurs héréditaires par changement d'un gène (mutation génique), d'un ou de plusieurs chromosomes (mutation chromosomique) ou par changement dans le nombre des chromosomes (mutation de génome).

mutationnisme. *n.* Théorie évolutionniste selon laquelle la transformation des espèces se fait par des mutations qui affectent le *germen* et qui sont par conséquent héréditaires.

mycétophage. *adj.* Qualifie un organisme se nourrissant de Champignons.

mycophage. *adj.* Qualifie un organisme se nourrissant de moisissures.

myéline. *n.* Substance grasse formant une gaine autour des fibres nerveuses (axone) du système nerveux central. Il s'agit en fait d'une partie de la membrane cytoplasmique, enroulée de nombreuses fois sur elle-même, des cellules de Schwann qui entourent l'axone.

myleran. *n.* Agent alkylant non azoté, mais avec deux groupements ester-sulfonique. Utilisé notamment dans le traitement des leucémies myéloïdes chroniques. Syn. de *busulfan.*

myoglobine. *n.* Ferroprotéine conférant leur couleur rouge aux muscles. Voisine de l'hémoglobine, mais avec une seule chaîne protéique reployée.

myélencéphale. *n.* Vésicule embryonnaire postérieure du cerveau des Vertébrés et à partir de laquelle se différencie le bulbe rachidien.

myéloblastose. *n.* Maladie virale maligne caractérisée par une multiplication anormale des cellules de myéline.

myocarde. *n.* Muscle strié à contractions involontaires constituant la paroi du cœur.

myofibrille. *n.* Différenciation du cytoplasme des cellules musculaires constituée par des protéines contractiles.

myofilament. *n.* Protéines contractiles constitutives des myofibrilles du cytoplasme de la cellule musculaire.

myosine. *n.* Protéine fibrillaire constitutive du muscle et impliquée dans sa contraction. Voir *contraction musculaire.*

myostinine. *n.* Substance antibiotique qui agit en perturbant la perméabilité membranaire.

myxomatose. *n.* Maladie virale qui affecte les lapins.

N

N-acétylglucosamine. *n.* Glucosamine (glucose dont le groupe —OH du carbone 2, près de la fonction aldéhyde, est remplacé par un groupe $—NH_2$) dont l'un des H du groupement $—NH_2$ est substitué par un radical acétyl $CH_3—CO—$.

NAD ou **nicotinamide - adénine - dinucléotide.** *n.* Transporteur d'hydrogène jouant un rôle dans la respiration cellulaire. Se charge d'un atome d'hydrogène et d'un électron, qui proviennent d'une molécule d'hydrogène arrachée aux aliments.

nanomètre. *n.* Unité de mesure de longueur correspondant au milliardième de mètre ($=10^{-9}$ m), donc au millième de micron.

nanoplancton. *n.* Plancton constitué par des organismes dont la taille est inférieure à 50 μ.

nastie. *n.* Mouvement relativement brusque, sans rapport avec la croissance, d'un organe végétal causé par une excitation (mécanique, lumineuse, etc.).

néandertalisation. *n.* Ensemble des processus qui caractérisent la phylogenèse des Paléanthropiens.

néanthropienne. *adj.* Qualifie la forme humaine qui a succédé à l'Homme de Néandertal vers — 40 000 ans. Physiquement, elle diffère très peu de la forme actuelle.

nécrohormone. *n.* Substance hypothétique produite par les cellules lésées lors d'une blessure, et qui serait susceptible d'induire la prolifération réparatrice des cellules voisines demeurées intactes. Si les nécrohormones existent, ce seraient plutôt des médiateurs.

nécromasse. *n.* Ensemble des matières organiques mortes de la biosphère.

nécrophage. *adj.* Qui se nourrit de cadavres.

nécrose. *n.* Dégradation, normale ou pathologique, d'un tissu par la mort de ses cellules, consécutivement ou non à une infection.

necton. *n.* Ensemble des organismes de taille moyenne ou grande vivant au sein de l'eau, comme les Poissons.

négroïde. *adj.* Qualifie les races humaines noires telles que les Négritiens, les Dravidiens et les Mélanésiens.

néoblaste. *n.* Dans un organisme adulte, cellule qui a gardé des potentialités embryonnaires et peut reconstituer n'importe quel tissu au cours des phénomènes de régénération.

néocérébellum. *n.* Partie néoformée correspondant aux *hémisphères cérébelleux* du *cervelet* des Mammifères.

néocortex ou **néopallium.** *n.* Nouveau constituant du *télencéphale* des Mammifères apparaissant entre l'*archipallium* et le *paléopallium.* Cette zone est le siège de la motricité volontaire et de la sensibilité consciente.

néo-lamarckisme. *n.* Théorie évolutionniste qui précise le lamarckisme en distinguant, parmi les éléments qui agissent sur les organismes, les facteurs externes, de nature physico-chimique (la nourriture p. ex.), et les éléments mécaniques.

néolithique. *n.* Dernière période de la Préhistoire qui s'étend de 6 000 à 2 000 avant J.-C. et durant laquelle l'Homme se livre à la culture et à la domestication d'animaux sauvages et vit en cités lacustres.

néopallium. *n.* Syn. de *néocortex.*

néophyte. *n.* Plante d'introduction récente dans une région, mais s'y maintenant parfaitement sans intervention humaine.

néostriatum. *n.* Partie nouvelle du *striatum* en relation avec le thalamus et apparaissant dans le télencéphale des Reptiles.

néoténine. *n.* ou **hormone juvénile.** Substance sécrétée par les *corps allates* des Insectes déterminant, selon sa concentration, le type de mue, laquelle peut être larvaire, nymphale ou imaginale. Cette hormone agit aussi dans la maturation sexuelle des femelles.

néphélémétrie. *n.* Mesure par photométrie de la transparence d'un milieu contenant un précipité ou une culture de micro-organismes; comme ce milieu est d'autant plus opaque que les organismes ou la substance insoluble sont plus abondants, on mesurera indirectement le nombre des premiers ou la quantité de la seconde.

néphrogenèse. *n.* Différenciation des *néphrons,* ou tubes urinifères.

néphron. *n.* Voir *tubes urinifères.*

néphrostome. *n.* Pavillon cilié de la néphridie.

néphrotome ou **pièce intermédiaire.** Ébauche mésoblastique paire, métamérisée, interposée entre les somites et les lames latérales de l'embryon des Vertébrés; conduit à la formation de l'appareil urinaire.

nerf glossopharyngien. Neuvième nerf crânien des Mammifères; il innerve l'arrière-gorge.

nerf hypoglosse. Douzième nerf crânien des Mammifères; il innerve la région cervicale antérieure.

nerfs mixtes. Nerfs constitués de fibres motrices et de fibres sensibles.

nerf pneumogastrique. Dixième nerf crânien des Vertébrés; il innerve les régions pulmonaire et gastrique.

néritique. *adj.* Qui concerne le milieu marin au niveau du plateau continental (jusqu'à 200 m de profondeur, au bord des côtes).

neuramidase. *adj.* Une des rares enzymes virales, connue chez le virus de la grippe. En général, les virus ne possèdent pas de systèmes enzymatiques propres.

neurhormone. *n.* Hormone d'origine nerveuse, telle que celle produite par l'organe X des Crustacés, stockée dans la glande du sinus et qui inhibe la production d'hormone de mue (crustecdysone).

neuroblaste. *n.* Cellule embryonnaire qui se différenciera en *neurone.*

neurofibrilles. *n.* Neurofilaments plus ou moins enchevêtrés du corps cellulaire et des prolongements du neurone.

neurogène. *adj.* Voir *primaire.*

neuromaste. *n.* Mécanorécepteurs comportant des cellules ciliées et des cellules de soutien et groupés dans des canaux épidermiques formant le *système latéral.*

neuromusculaire. *adj.* **(jonction).** Contact entre l'extrémité de l'axone, ou d'un rameau d'axone d'un neurone, et la fibre musculaire qu'il innerve.

neuromusculaire. *adj.* **(synapse).** Qualifie la jonction s'effectuant entre des *neurones* et des *fibres musculaires.*

neurone. *n.* Cellule nerveuse formée d'un corps cellulaire prolongé de fines ramifications, ou dendrites, et d'un long axone. Cette cellule spécialisée capte l'excitation et conduit l'influx nerveux.

neuropores. *n.* Orifices mettant en relation le tube neural de l'embryon des Vertébrés avec le milieu extérieur.

neurosécrétion. *n.* Sécrétion d'origine nerveuse.

neurotendineuse. *adj.* **(synapse).** Qualifie la jonction s'effectuant entre des neurones et des fibres tendineuses.

neurulation. *n.* Formation de la *neurula* qui se caractérise par la mise en place du système nerveux et qui succède à la gastrulation.

neutrons. *n.* Particules pesantes mais non chargées, présentes dans le noyau des atomes en nombre défini. Deux atomes ne différant que par le nombre de leurs neutrons appartiennent à des *isotopes* d'un même élément.

névraxe ou **système nerveux central** ou **système cérébro-spinal.** Contenant les centres nerveux formés par l'*encéphale* et la *moelle épinière,* axe chargé des fonctions de relation chez les Vertébrés.

névroglie. *n.* Tissu de liaison nourricier du système nerveux.

newtonien. *adj.* Qui se rapporte à la pensée de Newton, philosophe et physicien du XVII[e] siècle qui découvrit les lois de l'attraction universelle.

niche écologique. Ensemble des paramètres qui conditionnent l'environnement physique d'une espèce et son rôle dans la communauté des êtres vivants.

nicotinamide - adénine - dinucléotide. Voir *NAD.*

ninhydrine. *n.* Substance organique à deux cycles susceptible d'oxyder à chaud les acides aminés en libérant de l'ammoniaque. Celui-ci sert alors à l'union d'une molécule de ninhydrine réduite et d'une autre de ninhydrine oxydée en un corps coloré en bleu-violet, violet ou orangé. La réaction sert à la caractérisation et au dosage des acides aminés.

nitrate-réductase. Enzyme permettant la transformation des nitrates en nitrites. Elle fonctionne grâce à du molybdène et à de la flavine-adénine-dinucléotide comme donneur d'électrons.

nitrification. *n.* Ensemble des réactions biochimiques produites par certains micro-organismes qui oxydent le radical NH_2 en ions NO_2^- ou NO_3^-.

nitrile. *n.* Substance présentant le groupement $—C \equiv N$. Susceptible de donner de l'acide cyanhydrique $H—CN$.

nitrites. *n.* Sels de l'acide nitreux HNO_2. Intermédiaires de la formation dans le sol de nitrates à partir de l'ammoniaque issu des fermentations, et de la réduction de ces nitrates, une fois absorbés par les végétaux vivants à l'état d'ammoniaque, pour incorporation dans des acides aminés.

nitrogénase. *n.* Enzyme permettant la fixation de l'azote moléculaire.

nitrophile. *adj.* Qui affectionne les sols riches en composés azotés, notamment l'ammoniaque et les nitrates, issus de la fermentation des débris organiques.

niveau de compensation. Limite entre la *zone trophogénique* superficielle d'un lac et la *zone tropholytique* sous-jacente.

niveau trophique. Étape d'une chaîne alimentaire formée par les organismes se nourrissant des êtres du niveau précédent et servant de nourriture à ceux du niveau suivant.

nodosité. *n.* 1° Renflement déterminé dans la racine de diverses plantes, en particulier les Légumineuses, par la présence de Bactéries symbiotiques. C'est au niveau des nodosités qu'est fixé l'azote atmosphérique. 2° En général, tout renflement d'une structure quelconque.

nœud d'Aschoff-Tawara. Élément du *tissu nodal* situé dans la partie postérieure du septum interauriculaire du cœur des Oiseaux et des Mammifères et transmettant l'excitation aux ventricules.

nœud de Hensen. Élément constitutif de la *ligne primitive* du germe d'un Oiseau.

nœud de Ranvier. Interruption, sous forme d'étranglement, des gaines entourant les fibres nerveuses.

nœud sino-atrial de Keith et Flack. Élément du *tissu nodal* situé au niveau de l'oreillette droite du cœur des Oiseaux et des Mammifères ; se comporte comme l'entraîneur cardiaque, ou « pace-maker », qui impose son rythme de contraction à l'ensemble de l'organe.

nombre atomique. Nombre d'électrons possédés par un atome. Il est égal à celui des protons.

noradrénaline. *n.* Médiateur chimique libéré à l'extrémité des fibres nerveuses sympathiques.

novobiocine. *n.* Substance antibiotique produite par un Champignon du genre *Streptomyces* qui agit sur les Bactéries en inhibant la fixation du mucopeptide sur les lipides phosphorylés.

noyau. *n.* Organite fondamental des cellules eucaryotes. Une membrane double, dont le feuillet externe est continu avec le réticulum endoplasmique, percée de pores, délimite un espace renfermant la chromatine, dont l'élément essentiel est l'acide désoxyribonucléique.

noyau arqué. Noyau du *thalamus* servant de relais des voies gustatives chez les Vertébrés.

noyau basal ou **striatum.** Centre ventral de corrélation sensorielle du *télencéphale* des Amphibiens.

noyau caudé. Portion dorsale interne du *néostriatum* du *télencéphale* des Vertébrés.

noyau lenticulaire. Formation du *télencéphale* des Vertébrés due à l'association du *putamen* et du *pallidum.*

nucléine. *n.* Anciennement, substance supposée contenue dans le noyau et considérée comme servant à la transmission de l'information héréditaire.

nucléocapside. *n.* Partie du virion constituée par le *nucléoïde* et la *capside.*

nucléoïde. *n.* Molécule centrale d'acide nucléique du virion.

nucléole. *n.* Formation globuleuse située à l'intérieur du noyau, produite par un ou plusieurs chromosomes, formée de granules et de fibrilles. C'est là que sont produits les ribosomes, qui passent ensuite dans le cytoplasme par les pores de la membrane nucléaire.

nucléoside. *n.* Corps résultant de la liaison d'un sucre en C_5 (ribose ou désoxyribose) avec une base organique, purique ou pyrimidique, l'azote de celle-ci étant fixée au carbone 1 du sucre, c'est-à-dire à son groupement réducteur. Ce sont des N-hétérosides, constituants des acides nucléiques.

nucléotide. *n.* Corps formé par phosphorylation d'un nucléoside, le groupement $-PO_3H_2$ étant fixé sur le carbone 5 (fonction alcool primaire) du pentose; c'est alors un *mononucléotide.* Si un second radical phosphoryle est fixé au premier, on a un *dinucléotide*, et si un troisième est fixé au second, un *trinucléotide*, comme l'ATP : acide adénosine-triphosphorique, formé d'adénine-ribose-$PO_3H—PO_3H—PO_3H_2$. Il existe même des *tétranucléotides,* à 4 radicaux phosphoryles.

nuisance. *n.* Type de pollution (*ex.* bruit).

nutation. *n.* Inclinaison spontanée d'un organe végétal par croissance plus intense sur l'un des côtés. Si cette région favorisée se déplace régulièrement autour de l'organe, celui-ci subira un mouvement circulaire ou *circumnutation.* Ce dernier phénomène, général pour la pointe des tiges, est spécialement marqué chez les plantes volubiles.

nutriment. *n.* Substance qui, résultant du catabolisme de la digestion, est directement absorbable au niveau de la paroi intestinale.

nyctipériode. *n.* Période d'obscurité.

nymphe. *n.* Larve d'Insecte qui n'a plus qu'à subir une mue pour devenir un *imago*, ou Insecte parfait. Souvent immobile, elle subit avant cette mue de profondes modifications.

nystagmus. *n.* Chez l'homme, anomalie héréditaire des muscles de l'œil; sa transmission est liée au sexe.

O

objectivisme ou **instinctivisme.** *n.* Méthode de la psychologie qui tente de décrire les comportements en séquences d'actes.

ocytocine. *n.* Hormone hypophysaire qui provoque les contractions utérines lors de l'accouchement.

œil. *n.* Organe photorécepteur des animaux, constitué de trois parties : des cellules photoréceptrices reliées au cerveau par un nerf optique, un système optique plus ou moins perfectionné suivant les groupes, et une paroi protectrice. On distingue les *yeux simples* et les *yeux composés.*

œstradiol. *n.* Hormone sexuelle femelle sécrétée par le follicule.

œuf ou **zygote.** *n.* Cellule résultant de l'union des deux gamètes, ou cellules sexuelles, produite au cours de la fécondation. Œuf fécondé.

oligochètes. *n.* Classe de l'embranchement des Annélides dont les segments sont dépourvus de parapodes. Les soies, peu nombreuses, s'implantent directement dans la paroi du corps.

oligodendrocytes. *n.* Cellules névrogliques remplaçant les cellules de Schwann des fibres de la substance blanche des centres nerveux.

oligo-élément. *n.* Voir *micro-élément.*

oligolécithe ou **oligolécithique.** *adj.* Qualifie un type d'œuf ne renfermant qu'une faible teneur en vitellus. *Ex.* Œuf d'Échinodermes et Procordés.

oligophage. *adj.* Caractérise un Insecte se nourrissant de plantes appartenant à des espèces voisines. *Ex.* Le doryphore, qui consomme surtout de la pomme de terre, mais parfois aussi de la tomate.

oligosaccharide. *n.* Holoside dont la molécule est formée d'un petit nombre (2 à 5) de molécules d'oses, ou sucres simples.

oligotrophe. *adj.* **(milieu).** Peu riche en éléments nutritifs, mais fortement oxygéné.

ologenèse ou **hologenèse.** *n.* Théorie conçue par D. Rosa suivant laquelle l'évolution se produirait selon des lignées dichotomiques, chaque espèce étant prédestinée dans l'espèce précédente.

ombelle. *n.* Inflorescence constituée de fleurs longuement pédonculées, à pédoncules insérés presque au même point sur le pédoncule inflorescentiel (faux verticille), qui, lui-même, se termine ou non par une fleur. L'ombelle peut être composée d'ombelles élémentaires, ou *ombellules.*

ombrophile. *adj.* Se dit d'une végétation à couverture arborescente très dense, où les rayons solaires n'atteignent guère le niveau du sol : c'est le cas de la forêt dense équatoriale.

omnivore ou **diversivore.** *adj.* Qui a un régime alimentaire non sélectif.

onchocercose. *n.* Maladie due à la filaire *Onchocerca* qui provoque des tumeurs sous-cutanées et peut entraîner des troubles oculaires.

oncogène. *adj.* Syn. de *carcinogène.*

oncognathisme. *n.* Gonflement des maxillaires associé à un fort développement des arcades sourcilières; il caractérisait la face des Néandertaliens.

ontogénie. *n.* Ensemble des modifications subies par l'œuf ou un germe d'individu ou d'organe pour aboutir à la morphologie spécifique définitive.

oosphère ou **oogone.** *n.* Cellule sexuelle (gamète) femelle des Cormophytes. Enclose en principe dans le ventre de l'archégone, qui est indifférencié chez les Angiospermes, où l'oosphère est simplement l'une des sept cellules du sac embryonnaire.

opérateur. *n.* Locus du gène qui porte ou non l'*inducteur* ou le *répresseur.*

opposé. *adj.* 1° Qui est situé en face d'une autre pièce et contre elle. *Ex.* Étamine opposée à un pétale. 2° Situés deux par deux en face l'un de l'autre, de part et d'autre de la tige. Des feuilles opposées forment un verticille de deux éléments, ou dimère, et deux verticilles superposés sont disposés à 90° l'un de l'autre (feuilles opposées, dites *décussées*).

opsine. *n.* Protéine spécifique constitutive des pigments visuels.

orcéine. *n.* Colorant basique rouge utilisé pour la coloration des chromosomes et leur comptage.

ordre. *n.* Actuellement, groupe de familles supposé naturel, de rang inférieur à la classe. La délimitation des ordres est fort délicate; leur nombre est donc variable et tend, avec les progrès de la classification, à augmenter. Plus les ordres sont petits, plus ils sont « naturels », mais moins ils sont utiles, car beaucoup ne comprennent alors qu'une seule famille.

oreille. *n.* Organe stato-acoustique des Vertébrés comprenant généralement une portion externe, ou

pavillon, une portion moyenne assurant la perception des sens et une portion interne jouant un rôle dans l'équilibration.

oreille interne. Syn. de *labyrinthe.*

oreillette. *n.* 1° Chez les Invertébrés, cavité cardiaque qui reçoit le sang veineux. 2° Chez les Vertébrés, partie de l'*atrium* cardiaque, lorsque celui-ci est cloisonné.

organe de Corti. Papille sensorielle de l'oreille interne, perfectionnée et enroulée en spirale chez les Mammifères.

organe parapinéal. Évagination dorsale impaire de l'*épithalamus* située en avant de l'*organe pinéal.* Cet « œil pinéal », peu fonctionnel, n'existe que chez quelques Poissons et Reptiles.

organe pinéal. Voir *épiphyse.*

organe X ou **de Hanström.** Glande endocrine céphalique paire sécrétant une hormone inhibitrice de la *mue* et dont dépendent les phénomènes d'adaptation chromatique, de gamétogenèse et de différenciation sexuelle chez les Crustacés Malacostracés.

organes périsympathétiques. Organes constitués des cellules neurosécrétrices des ganglions de la chaîne nerveuse et des glandes neurohémales.

organes Y ou **organes frontaux latéraux.** Glandes endocrines céphaliques paires dont dépendent la croissance (et même la régénération des appendices locomoteurs) ainsi que les mues chez les Crustacés Malacostracés.

organelle. *n.* Voir *organite.*

organisateur nucléolaire. Zone de certains chromosomes où ceux-ci sont étranglés, la portion distale étant un satellite (chromosome SAT). Un nucléole se forme en rapport avec l'organisateur nucléolaire après la mitose, ou plusieurs organisateurs servent à constituer un seul nucléole.

organite ou **organelle.** *n.* Structure entrant dans la composition d'une cellule et fonctionnant comme un de ses « organes ».

organogène. *adj.* D'origine organique, non minérale, c'est-à-dire produit par l'activité d'êtres vivants. *Ex.* Les récifs.

organogenèse. *n.* Édification des organes, au cours du développement embryonnaire, où interviennent mouvements, prolifération et différenciation cellulaires.

organographie. *n.* Description des organes qui ne tient pas compte de leurs relations morphologiques et par conséquent phylogéniques.

organométallique. *adj.* Qui comporte un ou plusieurs atomes métalliques incorporés à une molécule organique.

ornithine. *n,* Acide aminé spécifique des Oiseaux.

orogenèse. *n.* Ensemble des différentes phases qui contribuent à la formation d'une chaîne de montagnes.

orthogenèse. *n.* Au cours de l'évolution, apparition d'une succession de formes manifestant graduellement des caractères qui vont s'intensifiant dans un sens précis, parfois jusqu'à devenir nuisibles *(hypertélie).*

orthograde. *adj.* Qualifie la marche bipède de l'homme en position dressée.

orthostatisme. *n.* Syn. de *bipédie.*

os compact ou **os haversien.** Os constitué de lamelles osseuses concentriques constituant les *ostéones* ou *systèmes de Havers.*

os dermique ou **os de revêtement.** Os qui se forme dans le derme de la peau directement, à partir du tissu conjonctif, et qui constitue l'exosquelette.

os haversien. Syn. d'*os compact.*

os pétreux. *n.* Chez les Prosimiens (Primates primitifs), os qui protège l'oreille interne et que l'on nomme « rocher » chez les Primates supérieurs.

os de revêtement. Voir *os dermique.*

os sésamoïde. Os qui se forme dans un tendon. *Ex.* La rotule.

os spongieux. Os constitué de lamelles de substances osseuses qui forment des trabécules à disposition et orientation variables.

oscule. *n.* Orifice interne des branchies en bourses des Agnathes s'ouvrant dans le pharynx.

osmolarité. *n.* Nombre d'osmoles présentes dans un litre d'une solution.

osmole. *n.* Masse de substance dissoute (soluté) susceptible d'entraîner dans un litre de solvant une pression osmotique identique à celle causée par une molécule-gramme (mole) de soluté non dissocié. Si la substance est totalement dissociée et fournit deux ions, une mole fournira deux osmoles.

osmomètre. *n.* Appareil destiné à mesurer la pression osmotique d'une solution.

osmotrophe. *adj.* Qui se nourrit de molécules organiques transférées directement du milieu ambiant à travers la paroi du corps de l'animal (par osmose).

ostéoblastes. *n.* Cellules du tissu conjonctif qui fabriquent la substance osseuse.

osteodontokeratic culture. La plus ancienne industrie attribuable aux Australopithèques.

ostéogenèse. *n.* Ensemble des processus qui participent à l'édification du tissu osseux.

ostéologie. *n.* Science qui étudie les os sous leurs aspects morphologique, histologique, biochimique, mécanique, etc.

ostéone. *n.* ou **système de Havers.** Assemblage de lamelles osseuses concentriques qui comporte un canal central contenant des vaisseaux sanguins.

ostéoplaste. *n.* Petite cavité de substance osseuse qui renferme un ostéocyte, ou cellule du tissu osseux minéralisé.

ostéosarcome. *n.* Sarcome qui se forme sur un os.

ostiole. *n.* Petite ouverture plus ou moins arrondie, telle celle des stomates.

ouïe. *n.* Syn. de *fente operculaire.*

ovaires. *n.* Glandes génitales femelles élaborant les ovules.

overfishing. *n.* Surexploitation des pêcheries.

oviducte. *n.* Canal de l'appareil génital femelle qui conduit les ovules à partir de l'ovaire (chez les Vertébrés : *canal de Muller*; dans l'espèce humaine : *trompe de Fallope*).

ovisme. *n.* Doctrine ancienne d'après laquelle l'être vivant est préformé dans l'œuf fourni par la femelle, et ne connaît qu'une augmentation de taille au cours du développement.

oviste. *n.* Partisan de la doctrine de l'*ovisme. Adj.* Concernant cette doctrine.

ovocyte. *n.* 1° Ovocyte de premier ordre : stade diploïde du gamète femelle résultant d'une augmentation de taille de l'*ovogonie* et qui va subir la première division de la méiose. 2° Ovocyte de deuxième ordre : cellule haploïde résultant de la division inégale de l'ovocyte de premier ordre.

ovogenèse. *n.* Transformation des cellules initiales femelles en ovules fécondables terminant leur maturation au moment de la fécondation.

ovogonies. *n.* Cellules initiales diploïdes des gamètes femelles, ou ovules.

ovule. *n.* 1° Chez les végétaux supérieurs, organe porté par le carpelle et contenant au sein d'un nucelle (massif de cellules), entouré d'un ou deux téguments, le sac embryonnaire qui renferme lui-même l'oosphère, ou gamète femelle, de la plante à fleur. Fécondé par le tube pollinique, se transformera en graine. 2° Chez les animaux, cellule sexuelle femelle.

oxamide. *n.* Le plus simple des diamides,

$$\begin{array}{l} CO\text{—}NH_2 \\ | \\ CO\text{—}NH_2 \end{array}$$

correspondant à l'acide oxalique

$$\begin{array}{l} COOH \\ | \\ COOH. \end{array}$$

C'est un corps insoluble blanc.

P

pachytène. *n.* Période de la prophase méiotique au cours de laquelle les chromosomes s'épaississent par fissuration longitudinale des chromosomes appariés, qui forment alors des tétrades.

palais primaire. Ensemble d'os enchondraux (épiptérygoïde en avant, carré en arrière) et d'os dermiques (un parasphénoïde impair, deux vomers, deux palatins, deux ectoptérygoïdes, deux ptérygoïdes) qui constituent le plafond buccal des Vertébrés.

palais secondaire. Voûte osseuse qui double le palais primaire à l'intérieur de la cavité buccale de certains Reptiles et de tous les Mammifères.

paléobiogéographie. *n.* Étude de la répartition géographique des faunes et des flores fossiles.

paléobotanique. *n.* Étude des plantes fossiles.

paléocérébellum. *n.* Partie médiane constitutive du *cervelet* des Vertébrés.

paléoécologie. *n.* Étude des relations ayant existé dans le passé entre les êtres vivants et leur milieu.

paléolithique. *n.* Première période de la Préhistoire, qui s'étend jusqu'à 12 000 avant J.-C. Caractérisée par l'industrie de la pierre taillée.

paléontologie. *n.* Étude des animaux (paléozoologie) et végétaux (paléobotanique) disparus de la nature actuelle.

paléopallium. *n.* Partie dorsale du *télencéphale* correspondant aux lobes olfactifs des Vertébrés.

paléostriatum ou **pallidum.** *n.* Portion ventrale du télencéphale des Vertébrés inférieurs.

paléoxylologie. *n.* Science faisant partie de la paléobotanique et qui étudie l'appareil conducteur des plantes vasculaires disparues, notamment les bois fossiles.

paléozoologie. *n.* Étude des animaux ayant vécu dans le passé.

paléthnologie. *n.* Terme parfois utilisé comme synonyme de Préhistoire mais controversé par certains auteurs.

palingénétiques. *adj.* **(caractères).** Caractères ancestraux que l'on rencontre tout au long d'une lignée évolutive.

palissadique. *adj.* Dont les éléments ressemblent aux planches constituant une palissade. *Ex.* Parenchyme palissadique.

pallidum. *n.* Syn. de *paléostriatum.*

palolo. *n.* Aliment de certains peuples des îles Samoa constitué par des Vers Annélides marins qui remontent à la surface de la mer au moment de la reproduction.

paludisme. *n.* Maladie tropicale de l'homme, due au Protozoaire *Plasmodium vivax,* transmis par les moustiques anophèles (Diptères). Débute par une

fièvre suivie d'une forte diarrhée et se prolonge souvent par un coma fatal.

palynologie. *n.* Étude des grains de pollen et des spores.

pampa. *n.* Steppe, de grande étendue, en Amérique du Sud.

PAN (peroxy-acylnitrate). Dérivé nocif résultant de la combinaison, par réaction photochimique, des carbures imbrûlés et des oxydes d'azote.

panchronique. *adj.* Qualifie les organismes qui n'ont pas évolué et présentent actuellement les mêmes caractères que leurs ancêtres.

pancréas. *n.* Glande digestive des Vertébrés dont la fonction est double : *exocrine,* elle sécrète le suc pancréatique chargé d'enzymes digestives; *endocrine,* elle règle l'équilibre de la glycémie.

pandémie. *n.* Épidémie à très grande échelle.

pangaea ou **pangée.** *n.* Continent primitif unique, dont la fragmentation en deux parties a donné la Laurasia, continent de l'hémisphère Nord, et le Gondwana, continent de l'hémisphère Sud.

panmictique. *adj.* Qualifie une population dans laquelle la rencontre des gamètes s'effectue au hasard.

panmixie. *n.* Cessation de sélection. Ce phénomène affecte essentiellement les espèces qui ont atteint un haut degré de spécialisation. *Ex.* Chez les animaux cavernicoles.

panspermie. *n.* Théorie ancienne selon laquelle la vie est partout présente dans l'univers, sous forme de germes capables de se multiplier lorsque les conditions deviennent favorables.

papillome. *n.* Maladie virale de la peau qui provoque des excroissances cutanées, ou verrues.

papovavirus. Virus tumorigène des Vertébrés déterminant le papillome du lapin, le polyome de la souris et le vacuolant du singe.

parabronches. *n.* Bronches tertiaires des Oiseaux se raccordant à d'autres bronches *(mésobronches).*

paraclimacique. *adj.* Qualifie une formation végétale ayant atteint son état d'équilibre. *Ex.* La garrigue.

paracristallin. *adj.* Qui évoque la structure d'un cristal par la régularité de la disposition de ses éléments constitutifs. Les dispositions paracristallines sont visibles au microscope électronique, tandis que les réseaux cristallins sont formés de molécules, atomes ou ions trop petits pour l'être.

paracytique. *adj.* **(stomate).** Accompagné de part et d'autre de deux cellules annexes dont les parois en contact sont parallèles aux parois adjacentes des cellules stomatiques, qui délimitent l'ostiole.

paramos. *n.* Prairies d'altitude, humides et froides, d'Afrique orientale, d'Australie...

parasite. *n.* Qui vit aux dépens d'un autre être vivant en lui empruntant tous les éléments nécessaires à son entretien. On distingue les *parasites facultatifs,* qui peuvent vivre indifféremment soit en parasites, soit à l'état libre, ou, surtout, suivant leur degré de développement, les *parasites obligatoires,* qui ne peuvent vivre qu'en parasites, et les *parasites stricts,* parasites obligatoires qui ne peuvent pas se développer sur milieu artificiel.

parasitisme. *n.* Relation entre deux êtres vivants dont l'un, le « parasite », vit totalement aux dépens de l'autre, considéré comme son « hôte ». *Ex.* La puce du chien, la douve du mouton, le ver solitaire de l'homme.

parasitisme alimentaire. Désigne le *parasitisme* d'un animal qui se nourrit d'aliments récoltés par d'autres individus. *Ex.* Cas de certaines espèces de mouettes volant les Poissons pêchés par d'autres Oiseaux, des labbes ou des frégates.

parasitoïde. *n.* Organisme parasite pendant une période de sa vie, comme de nombreux Insectes Hyménoptères et Diptères.

parathion. *n.* Insecticide correspondant à un ester phosphorique.

parathyroïde. *n.* Glande endocrine des Vertébrés tétrapodes qui sécrète une hormone hypercalcémiante.

parc national. Territoire protégé comprenant une *zone d'accueil,* ou préparc, à structures touristiques, et une *zone centrale* servant de réserve scientifique intégrale, où chasse et cueillette sont interdites. *Ex.* Le parc de la Vanoise.

parc naturel régional. Territoire préservé pour l'intérêt de son paysage et de sa vie locale. *Ex.* Parcs de la Camargue, du Vercors.

parenchyme. *n.* Tissu végétal constitué de cellules, assez peu différenciées, disposées dans les trois dimensions, et plus ou moins solidement unies les unes aux autres de tous côtés. Peut aussi désigner des tissus animaux (parenchyme hépatique).

paroi ou **paroi squelettique.** Enveloppe cellulaire non vivante et mécaniquement résistante. Extérieure à la cellule mais sécrétée par elle. Formée surtout de cellulose chez beaucoup de plantes, elle renferme aussi d'autres polyosides et également des protéines, notamment des enzymes. Parfois nommée *membrane,* mais ce terme doit être réservé à la membrane cytoplasmique, pellicule limitant le cytoplasme vivant, et au niveau de laquelle, précisément, est sécrétée la paroi.

paroi primaire. Paroi cellulosique déposée par la cellule végétale juste après son individualisation. Elle est formée de fibres de cellulose, d'abord entremêlées puis disposées parallèlement les unes aux autres suivant des couches concentriques inclinées les unes par rapport aux autres, et noyées dans une « matrice » d'hémicelluloses et éventuellement d'un peu de composés pectiques.

paroi secondaire. Paroi faite de couches de cellulose dans une matrice d'hémicellulose et éventuellement incrustée de lignine, déposée intérieurement à la paroi primaire par des cellules souvent destinées à perdre leur protoplasme (éléments de vaisseaux, sclérites). La paroi secondaire est souvent divisée en trois couches concentriques. Plus ou moins distincte de la paroi primaire, elle se dépose en général après la fin de la croissance de la cellule.

pars renalis. Région postérieure du *mésonéphros* des Poissons Chondrichthyens fonctionnant comme un rein.

pars sexualis. Région antérieure du *mésonéphros* des Poissons Chondrichthyens servant à l'évacuation du sperme chez les mâles.

parthénogenèse. *n.* Développement du gamète femelle non fécondé. Cette modalité de reproduction peut être soit *obligatoire (ex. Artemia),* soit *facultative* (*ex.* abeilles), ou encore être *cyclique* et alternée avec un mode de reproduction sexuée normale (*ex.* daphnies, pucerons).

particule kappa. Système cytoplasmique d'hérédité extrachromosomique, porteur du « *caractère killer* » chez la paramécie *Paramecium aurelia.*

particule ρ. Particule qui existerait dans le cytoplasme des Levures (Champignons) et qui serait nécessaire à la synthèse des enzymes respiratoires.

parvovirus. *n.* Selon la classification LHT (Lwoff, Horme et Tournier), virus possédant 32 *capsomères.*

P.A.S. (Periodic Acid-Schiff). Réaction qui consiste à faire agir l'acide périodique HIO_4 sur un produit glucidique; des fonctions aldéhydes seront formées, qui réagiront avec le *réactif de Schiff* (fuchsine basique décolorée par le gaz sulfureux, qui se recolore en rouge en présence d'aldéhydes).

patroendémique. *adj.* D'aire restreinte, donc endémique, mais qui a engendré un taxon voisin, qui, lui, a pu conquérir une aire bien plus vaste. *N.* Un patroendémique.

pattern. *n.* Modèle qui représente d'une façon simplifiée la structure d'un phénomène humain.

pectoral. *n.* Muscle ventral de l'épaule qui relie le sternum à la clavicule.

pédicule de fixation. Élément provenant du mésoderme extra-embryonnaire et reliant l'embryon des Mammifères au *trophoblaste.*

pédicule vitellin ou **canal ombilical.** Formation reliant le tube digestif de l'embryon d'un Oiseau à la vésicule vitelline.

pédoclimax. *n.* Type de sol en équilibre avec des conditions écologiques données.

pédoncule. *n.* 1° Portion de tige portant une inflorescence, une fleur ou le fruit qui provient de cette dernière. 2° Toute formation allongée portant une structure plus ample qu'elle.

pédoncules cérébraux. Formations paires du plancher du *mésencéphale* des Mammifères servant de voies descendantes de la motricité volontaire.

pélagique. *adj.* 1° Qui vit en mer au sein de l'eau. 2° Qui concerne le milieu correspondant.

pélagos. *n.* Ensemble des organismes marins vivant en pleine eau et constitué par le *plancton,* qui se laisse entraîner par les courants, et le *necton* qui possède sa motilité propre.

pelote de régurgitation. Boulette régurgitée par certains Oiseaux rapaces, constituée par les éléments squelettiques non digérés des proies.

pelté. *adj.* Présentant une surface insérée sur un pédoncule par sa surface et non par son bord. Une feuille peltée (capucine) a un pétiole fixé à la surface inférieure (abaxiale) de son limbe. Un poil pelté comporte un disque horizontal de cellules fixé par sa surface inférieure à un pédoncule dressé.

pénicillinase. *n.* Enzyme capable de détruire la *pénicilline* et de la transformer en *acide pénicilloïque,* inactif, chez certains individus mutants.

pénicilline. *n.* Substance antibiotique synthétisée par un Champignon du genre *Penicillium,* utilisée en pharmacologie. Elle agit en particulier sur les Bactéries en prolifération car elle bloque l'édification de la paroi.

pénis. *n.* Organe copulateur du mâle, permettant l'intromission du sperme.

péplos. *n.* Membrane externe qui recouvre la *capside* de certains virus.

perforation. *n.* Dans le bois, zones où les parois de deux cellules mortes (trachéides) adjacentes sont totalement interrompues, et où le passage de l'eau est donc absolument libre. Voir *ponctuation.*

périanthe. 1° Chez les Hépatiques, verticille de feuilles entourant le périchétium, qui abrite lui-même les organes femelles. 2° Ensemble des éléments floraux suivants : sépales formant le calice et les pétales constituant la corolle.

périchondre. *n.* Tissu conjonctif fibreux qui entoure le cartilage.

péricycle. *n.* Manchon de cellules entourant les éléments conducteurs de la racine et de la tige. C'est la couche la plus externe du cylindre central.

péricyte. *n.* Cellule conjonctive du capillaire sanguin plaquée contre les cellules endothéliales à l'extérieur de la basale.

périderme. *n.* Couche externe, parfois pigmentée, de l'épiderme embryonnaire des Vertébrés.

périgordien. *adj.* Qualifie la première civilisation du Paléolithique supérieur rencontrée en France après la civilisation moustérienne.

périnée. *n.* Ensemble des parties molles qui ferment la région inférieure du bassin chez l'homme et chez la femme.

périnèvre. *n.* Gaine conjonctive entourant les faisceaux des fibres nerveuses.

période. *n.* Temps au bout duquel la masse d'un corps radioactif a diminué de moitié.

périoste. *n.* Tissu conjonctif qui entoure l'os et participe à sa croissance.

perméase. *n.* Enzyme permettant le passage d'une substance à travers la membrane cytoplasmique et, par conséquent, sa pénétration dans la cellule. Il s'agit en fait d'un *transporteur* de substance.

peroxydase. *n.* Enzyme utilisant un péroxyde, tel H_2O_2 (l'eau oxygénée) pour oxyder un substrat.

peroxyde d'hydrogène. L'eau oxygénée H_2O_2.

persistant. *adj.* 1° Qui reste en place durant plus d'une période de végétation sans mourir. *Ex.* Feuille persistante. 2° Qui reste en place plus longtemps que les organes comparables dans le cas habituel. *Ex.* Calice ou corolle demeurant lorsque la fleur est passée.

pesticide. *n.* Substance chimique de synthèse employée en agriculture contre les Insectes, les mauvaises herbes ou les moisissures.

petite neutre. *Cellule « petite »* de *Saccharomyces cerevisiae* qui a perdu le caractère « petit » après croisement avec une cellule normale et est redevenue normale.

pH. Indice permettant de noter l'acidité ou la basicité d'une solution. Celle-ci est neutre à pH 7, acide en dessous, et basique de pH 7 à pH 14.

phage. *n.* Syn. de *bactériophage*.

phagocytose. *n.* Processus d'englobement, de destruction et de digestion, par une cellule, de particules, ou d'autres cellules, qu'elle trouve dans son milieu.

phagosome. *n.* Vacuole qui enclôt des proies figurées et a reçu des enzymes d'hydrolyse d'un lysosome primaire : celles-ci vont lui servir à la digestion des éléments qu'elle contient.

phanérogames. *n.* Embranchement du règne végétal dont les représentants possèdent des fleurs et des graines.

phanérophytes. *n.* Arbres et arbustes dont les bourgeons, souvent protégés par des écailles externes, restent à l'air.

pharmacologie. *n.* Étude des modalités d'action des substances chimiques sur les organismes, les organes ou les cellules.

pharynx. *n.* Segment antérieur du tube digestif des Cordés. Originellement percé de fentes pharyngiennes chez les Cordés inférieurs, il assure des fonctions nutritive et respiratoire. Cette dernière a disparu chez la plupart des Vertébrés.

phase céphalique. Première phase de la sécrétion de suc gastrique dont le stimulus est essentiellement psychique.

phase gastrique. Seconde phase de la sécrétion de suc gastrique, sous la dépendance d'un mécanisme essentiellement humoral.

phelloderme. *n.* Chez les végétaux, écorce secondaire formée, vers l'intérieur, par l'assise génératrice subéro-phellodermique.

phénoménologie. *n.* théorie en psychologie, énoncée par Brentano, selon laquelle la perception d'un objet est plus importante que l'objet lui-même.

phénotype. *n.* Ensemble des caractères apparents d'un être (voir *génotype*). Tous les phénotypes expriment une partie du génotype, mais ce dernier comprend des caractères qui n'apparaissent pas dans le phénotype.

phénylalanine. *n.* Acide aminé dont le radical porte un noyau benzénique (phényl-) substitué sur le méthyle de l'alanine :

$$C_6H_5—CH_2—\underset{\displaystyle NH_2}{\underset{|}{CH}}—COOH.$$

phénylcétonurie. *n.* Maladie métabolique héréditaire de l'homme transmise par un gène autosomal récessif. Le sujet peut devenir un débile mental profond par suite de son incapacité à transformer la phénylalanine en tyrosine par manque d'hydroxylase, enzyme nécessaire à cette réaction.

phényluréthane. *n.* Le corps de formule

$$O = C \begin{cases} NH—C_6H_5 \\ OC_2H_5 \end{cases}$$

dérivé de l'isocyanate de phényle : $O = C = N—C_6H_5$ par addition d'alcool éthylique.

phéromone. *n.* Hormone sécrétée par un individu et agissant sur un autre individu de la même espèce. Dans ce cas, la sécrétion hormonale n'est pas une sécrétion interne. Quoique moins correct, le terme a prévalu sur *phérhormone*.

phocomèle. *n.* Être tératologique caractérisé par l'absence de certains segments de membres, les mains ou les pieds s'insérant directement sur le tronc.

phorésie. *n.* Aptitude de certains animaux à se faire transporter par d'autres. *Ex.* Le Pseudoscorpion du genre *Chelifer* s'accroche à la patte d'une mouche.

phosphatase alcaline. Enzyme hydrolysant les phosphates et active un milieu alcalin.

phosphoarginine. *n.* Phosphagène musculaire que l'on rencontre chez la plupart des Invertébrés.

phosphocréatine. *n.* Phosphagène musculaire que l'on rencontre chez les Échinodermes, les Procordés et les Vertébrés.

phosphoglycamine. *n.* Phosphagène musculaire caractéristique des Annélides.

phosphomonoestérase. *n.* Enzyme qui décompose les monoesters de l'acide phosphorique (un seul radical phosphoryle) en libérant ce dernier.

phosphoprotéine. *n.* Protéine contenant du phosphore, sous forme de radicaux phosphoryle $—PO_3H_2$, comme la caséine du lait.

phosphorolyse. *n.* Dégradation d'une molécule avec fixation de radicaux phosphoryle $—PO_3H_2$ sur les éléments séparés.

phosphorylase-kinase. *n.* Enzyme permettant la fixation d'un radical phosphoryle $—PO_3H_2$ sur la phosphorylase, ce qui est indispensable au fonctionnement de celle-ci.

phosphorylation. *n.* Fixation d'un radical phosphoryle $—PO_3H_2$ sur un groupement —OH d'une molécule, éventuellement libérée au préalable d'une combinaison polymère où elle se trouvait : l'une des phosphorylases sépare ainsi du glucose de l'amidon, tout en le faisant passer sous forme de glucose 1-phosphate.

phosphoryle. *adj.* Groupement phosphoryle : le groupe $—PO_3H_2$, intervenant dans les phosphorylations.

photobiologie. *n.* Étude des effets biologiques des radiations lumineuses.

photopériodisme. *n.* Rythme des périodes d'éclairement et d'obscurcissement en un lieu donné. Les variations du photopériodisme peuvent entraîner des modifications du développement, de la physiologie ou du comportement d'un organisme vivant.

photophore. *n.* Organe bioluminescent logé dans le derme de nombreuses espèces abyssales. Il est constitué par des cellules photo-émettrices qui contiennent deux constituants, la *luciférine* et la *luciférase*, responsables de l'émission de rayons lumineux.

photorécepteur. *n.* Organe ou organite sensible à la lumière.

photorespiration. *n.* Échanges respiratoires déterminés par la lumière chez certaines plantes et dont la voie métabolique est particulière, mettant en cause l'acide glycolique.

photosynthèse. *n.* Processus par lequel les végétaux autotrophes pour le carbone fixent celui du gaz carbonique de l'air. L'énergie nécessaire à cette réaction est fournie par la lumière ; elle est captée grâce aux chlorophylles.

phototropisme. *n.* Mouvement de croissance d'un organe végétal déterminé par la direction de la lumière incidente.

phragmoplaste. *n.* Petit fuseau qui se forme à l'équateur de l'ancien fuseau achromatique des cellules végétales après disparition de celui-ci, et s'étend sur toute la surface de section de la cellule. Les fibres du phragmoplaste guident les vésicules d'origine golgienne, qui viennent s'unir à l'équateur en une *plaque cellulaire* où se dépose la lamelle pectique, qui séparera les cellules filles.

phyllode. *n.* Pétiole élargi et épanoui en lame ressemblant à un limbe. La présence sur certaines feuilles du véritable limbe réduit révèle la vraie nature du phyllode. Si le rachis d'une feuille composée est élargi tandis que les folioles manquent, ou sont réduites, on parle parfois aussi de *phyllode*.

phyllome. *n.* Terme général qui désigne l'ensemble des appendices de l'axe des plantes à fleurs (et en général des Cormophytes), que ce soient des feuilles végétatives (y compris les cotylédons) ou des pièces inflorescentielles et florales (bractées, préfeuilles, sépales, pétales, étamines et carpelles).

phyllophage. *adj.* Qualifie un organisme se nourrissant de feuilles d'arbres.

phyllorhize. *n.* Unité théorique de l'organisation végétale, qui comporterait une feuille (phylle), un entre-nœud et une racine (rhize). Une suite de phyllorhizes formerait la pousse.

phyllotaxie. *n.* 1° Disposition des feuilles sur la tige. 2° Étude de cette disposition.

phytine. *n.* Sel de l'acide phytique, substance de réserve phosphorée abondante dans les graines. C'est l'ester hexaphosphorique du mésoinositol, qui possède 6 fonctions alcool disposées en cycle. L'*acide phytique* est le composé naturel le plus riche en phosphore.

phytoalexine. *n.* Substance produite par les plantes en réponse à un agent pathogène.

phytocénose. *n.* Ensemble de communautés végétales plus ou moins dépendantes d'une communauté principale.

phytochrome. *n.* Pigment végétal appartenant aux biliprotéines, sensible à la lumière rouge dont deux longueurs d'onde distinctes lui font prendre deux formes séparées. L'une de celles-ci est active sur de nombreux processus physiologiques, et rend compte de leur sensibilité à la lumière rouge.

phytogéographie. *n.* Géographie des plantes : étude de leur répartition à la surface de la Terre.

phytohémagglutinines. *n.* Protéines végétales déterminant la prolifération des leucocytes en s'attachant à des sites de leurs membranes où sont présents des glucides. Déterminent aussi l'agglutination de diverses autres cellules.

phytonisme. *n.* Doctrine d'après laquelle les végétaux supérieurs sont constitués de végétaux élémentaires, ou *phytons*, formés chacun d'une feuille, d'un entre-nœud et d'une racine élémentaire.

phytophage. *adj.* Qualifie un organisme se nourrissant de végétaux.

phytoplancton. *n.* Partie du plancton constituée par les végétaux.

phytosociologie. *n.* Science qui étudie les associations végétales.

picornavirus. *n.* Les plus petits virus à ARN connus. Ils mesurent de 15 à 30 nm et comprennent les entérovirus de l'intestin et les rhinovirus de la muqueuse nasale.

pièce intermédiaire. 1° Partie constitutive du *spermatozoïde*, localisée entre sa tête et son flagelle.

Elle permet, par les mitochondries qu'elle renferme, de fournir l'énergie indispensable aux battements du flagelle. 2° Syn. de *néphrotome*.

pie-mère. Méninge interne vascularisée adhérant au névraxe des Vertébrés.

pigment. *n.* Substance colorée, c'est-à-dire qui absorbe certaines radiations du spectre, laissant passer les autres, dont l'ensemble caractérise sa « couleur ».

pinocytose. *n.* Modalité cellulaire d'ingestion d'aliments à l'état de gouttelettes, captées dans le milieu extérieur par des invaginations de la membrane plasmique.

piscivore. *adj.* Qualifie un organisme se nourrissant de Poissons.

pistil. *n.* Syn. de *gynécée*.

pithécanthropes. *n.* Les plus anciens Hominiens connus (—1 million d'années) dont les restes ont été découverts dans l'île de Java et en Chine. Leur attitude bipède, leur capacité crânienne, la morphologie de leur mâchoire et de leurs dents en font sans conteste des représentants à part entière de ce groupe.

placenta. *n.* 1° Zone marginale ou submarginale du carpelle où sont insérés les ovules, en une ou plusieurs rangées. 2° Annexe embryonnaire des Mammifères au niveau de laquelle s'effectuent les échanges entre l'organisme maternel et le fœtus.

placentaire. *adj.* Dont les échanges trophiques, respiratoires et excréteurs avec la mère s'effectuent, chez la plupart des Mammifères, par l'intermédiaire d'un *placenta*.

placentation. *n.* 1° Chez les végétaux, disposition des ovules dans l'ovaire. On distingue : la *placentation axile*, caractérisée par le fait que les ovules sont au centre de l'ovaire et donnent l'impression qu'ils sont portés par l'axe de la fleur (en fait, ils sont insérés sur les marges des carpelles repliées vers l'intérieur et plus ou moins unies les unes aux autres) ; la *placentation laminale*, dans laquelle les ovules sont disposés sur la surface interne d'une grande partie de la paroi des carpelles et non sur leurs marges ; la *placentation pariétale*, où les ovules sont disposés sur la paroi ovarienne (il ne se forme pas de cloisons car les marges ovulifères ne se replient pas vers l'intérieur). 2° En biologie, établissement, entre l'embryon et la mère, d'une zone de contact (placenta) à travers laquelle se font les échanges chimiques.

placodes sensorielles. Épaississements épidermiques de la larve des Vertébrés conduisant à la formation des vésicules olfactives et auditives, ainsi qu'à celle des cristallins.

planachromatique. *adj.* **(objectif).** Qui est corrigé pour compenser l'aberration chromatique et la courbure de champ, de manière à fournir une image nette sur toute sa surface et sans franges colorées. Se dit d'un objectif de microscope photonique.

planctonophage. *n.* Organisme se nourrissant de plancton.

plantule. *n.* Jeune plante en train de germer, et n'ayant encore formé que quelques feuilles au-dessus du ou des cotylédons. P. ext., œuf ou spore de Thallophyte en train de germer.

plaque neurale. Épaississement dorsal, d'origine ectodermique, dû à un mouvement d'*épibolie* servant d'ébauche au système nerveux.

plaque de Peyer. Nodules lymphoïdes disséminés dans le chorion intestinal des Mammifères.

plaquettes sanguines. Voir *globulins*.

plasma. *n.* Liquide clair dans lequel baignent les cellules sanguines.

plasmatique. *adj.* Qui concerne le plasma sanguin.

plasmique. *adj.* Qui concerne le cytoplasme cellulaire *(membrane plasmique)*.

plasmode. *n.* Structure contenant de nombreux noyaux dans un seul cytoplasme. Peut être considéré comme correspondant à plusieurs cellules fusionnées, et se forme effectivement, parfois, par union de nombreuses cellules. Dit aussi *syncytium*, surtout chez les animaux.

plasmodesme. *n.* Ouverture submicroscopique assurant la continuité des cytoplasmes de deux cellules végétales contiguës. Le réticulum endoplasmique semble y passer.

plasmodiérèse. *n.* Division du cytoplasme, suivant plus ou moins rapidement celle du noyau. Syn. préférable : *cytodiérèse*.

plateau continental. Plateau, d'une profondeur inférieure à 200 m, situé entre le littoral et le talus continental abrupt qui mène aux fosses abyssales.

pléiotropie. *n.* Propriété d'un gène dont l'influence s'exerce non seulement sur le caractère qu'il contrôle mais aussi sur tout ou partie des autres caractères de l'organisme.

plésioclimax. *n.* *Climax* dont l'équilibre est fortement influencé par l'action de l'homme. Plus ou moins voisin du climax idéal, il dépend des modifications du sol par les cultures.

plexodonte. *adj.* Qualifie une dent qui possède plusieurs tubercules ou cuspides.

plexus d'Auerbach. Plexus nerveux situé dans la musculeuse de la paroi intestinale des Vertébrés.

plexus de Meissner. Plexus nerveux situé dans la sous-muqueuse de la paroi intestinale des Vertébrés.

plexus nerveux. Ensemble de fibres nerveuses enchevêtrées qui ne constituent pas un nerf.

pluricellulaire. *adj.* Qui compte plusieurs cellules, généralement un très grand nombre. *N.* Un pluricellulaire.

pneumatophore. *n.* Appendice dressé émis par l'appareil radiculaire de certains arbres. Un pneumatophore qui sort du sol peut être constitué de racines particulières ou d'excroissances latérales volumineuses de racines restées horizontales dans le substrat. Semble aider à la respiration des racines de certains arbres, qui croissent dans des sols marécageux, donc asphyxiques (*ex.* mangrove).

pœcilosmotique. *adj.* Qui supporte de larges variations de pression osmotique.

point de compensation pour le gaz carbonique. 1° Intensité lumineuse pour laquelle seul le gaz carbonique produit par la respiration est absorbé par la photosynthèse, de telle façon que l'assimilation de carbone est nulle. La plante a intérêt à abaisser son point de compensation, de manière à assimiler du carbone dès que l'intensité lumineuse est un peu élevée. 2° Concentration stable, atteinte dans une enceinte par le gaz carbonique en présence d'une plante photosynthétisant sous une intensité lumineuse moyenne, quelle que soit sa concentration initiale dans l'enceinte.

pôle animal de l'œuf. Zone de l'œuf au niveau de laquelle débutent les divisions de la segmentation.

pôle végétatif de l'œuf. Zone de l'œuf opposée au *pôle animal* et contenant le vitellus.

pollen. *n.* Poussière, en général jaune, émise par les sacs polliniques des étamines des plantes à fleurs.

pollinisation. *n.* Apport de pollen sur le stigmate où il pourra germer.

polyaromatique. *adj.* Se dit d'une substance organique dont la molécule contient plusieurs cycles.

polychètes. *n.* Classe de l'embranchement des Annélides dont les représentants portent une paire de saillies latérales, ou *parapodes*, dans lesquelles s'implantent de fortes et nombreuses *soies*.

polyédrose. *n.* Maladie virale dont le virion est enfermé dans de gros cristaux protidiques.

polyembryonie. *n.* 1° Existence dans une même graine de plusieurs embryons, dont certains peuvent être des embryons adventifs. 2° Développement de plusieurs embryons à partir d'un œuf unique. Le phénomène se rencontre fréquemment chez des Insectes Hyménoptères et Strepsiptères parasites, ainsi que chez des Mammifères Édentés, comme le tatou.

polygénique. *adj.* Qualifie un caractère contrôlé par plusieurs gènes.

polyholoside ou **polysaccharide.** *n.* Substance à haut poids moléculaire formée par la polymérisation de sucres simples, ou oses. *Ex.* Amidon, cellulose, glycogène.

polymère. *n.* Substance de haut poids moléculaire produite par polymérisation. *Adj.* Constitué d'éléments nombreux (verticille, corolle polymères).

polymérie. *n.* Détermination de l'état d'un caractère par plusieurs gènes agissant conjointement.

polymixine. *n.* Antibiotique qui agit sur la membrane cytoplasmique en perturbant la perméabilité membranaire.

polymorphisme. *n.* Faculté d'un être ou d'un taxon de se présenter sous des aspects divers, interconvertibles ou au moins interféconds.

polymorphisme balancé. Phénomène génétique qui fait que deux génotypes s'équilibrent, comme dans le cas du *paludisme* et de la *drépanocytanémie*.

polynucléaire. *n.* A plusieurs noyaux. Se dit surtout de *globules blancs* caractérisés par leur noyau plurilobé bien qu'unique. On distingue, selon leur affinité chimique pour les colorants : des polynucléaires neutrophiles, éosinophiles, ou basophiles. Ces cellules participent à la défense de l'organisme par digestion intracellulaire des microbes.

polyphage. *adj.* Caractérise un organisme omnivore.

polyphasique. *adj.* Qualifie un être vivant chez lequel les phases d'activité succèdent rapidement aux phases de repos.

polyphylétisme. *n.* Doctrine selon laquelle chaque groupe racial humain, actuel ou fossile, dérive d'une souche propre dont l'évolution a donné naissance à plusieurs types d'Hominidés.

polysaccharide. *n.* Syn. de *polyholoside*.

polystomatique. *adj.* Qualifie une glande dont la sécrétion s'effectue par plusieurs ouvertures.

polytène. *adj.* Qui manifeste le phénomène de *polyténie*.

polyténie. *n.* Multiplication des chaînes d'ADN d'un chromosome. Ces chaînes demeurent parallèles entre elles, et le chromosome garde son identité et sa forme, mais devient de plus en plus volumineux (chromosome géant).

polytopique. *adj.* Qui s'est produit indépendamment en plusieurs endroits. Se dit de la genèse de taxons.

polytypique. *adj.* Qualifie une population comprenant plusieurs races ou sous-espèces, ou *écotypes*, etc.

polyuronide. *n.* Substance polymère dont la molécule renferme de nombreuses molécules d'acides uroniques (sucres dont la fonction alcool primaire est oxydée en une fonction acide) ou de leurs esters méthyliques.

ponctuation. *n.* Interruption de la paroi secondaire de cellules végétales à parois épaisses, de bois notamment. Les échanges sont plus faciles ou seulement possibles au niveau de la ponctuation où demeurent la paroi primaire et la lamelle moyenne.

pont continental. Liaison terrestre postulée par les biogéographes afin d'expliquer les analogies, anciennes ou actuelles, entre les faunes de deux continents distincts. *Ex.* Le détroit de Behring a joué plusieurs fois un rôle de pont ; à cet emplacement, en effet, une bande de terre a pu relier l'Asie à l'Amérique du Nord.

pont de Varole. Syn. de *protubérance annulaire.*

pontinien. *adj.* Qualifie la sous-division de la civilisation préhistorique moustérienne découverte en Italie et caractérisée par son débitage de petits galets.

pool. *n.* Réserve d'un métabolite dans les cellules. Est alimenté par apport direct, ou par certaines réactions, tandis que d'autres réactions ou des exportations en consomment une quantité plus ou moins identique.

pool génique. Ensemble des *gènes* portés par les individus qui composent une population.

population. *n.* Ensemble des individus d'une espèce qui ont la possibilité de se croiser.

porteur sain. Individu qui héberge une Bactérie pathogène dont l'activité toxique ne s'exprime pas par suite des réactions de l'hôte. Par contre, ce dernier peut infecter un autre individu.

post-décharge. *n.* Comportement qui se manifeste encore après que le stimulus ait cessé.

postréduction. *n.* Ségrégation des deux allèles d'un gène, lorsqu'elle se produit lors de la deuxième division de la méiose.

potentiel d'action. Différence de potentiel modifiée par rapport à celle du repos, se manifestant entre le cytoplasme et l'extérieur d'une cellule, nerveuse en particulier, à la suite d'une stimulation ou spontanément, et se propageant sur la cellule (et éventuellement à ses voisines).

potentiel capillaire. Voir *contrainte totale d'humidité du sol.*

potentiel hydrique. Voir *contrainte totale d'humidité du sol.*

potentiel de membrane ou **potentiel de repos.** Différence de potentiel existant entre les faces interne et externe d'un neurone au repos, par exemple, et due aux différences de concentrations ioniques entre le cytoplasme et le milieu extracellulaire. Négatif, ce potentiel est compris entre — 60 et — 90 millivolts.

poumons. *n.* 1° Organes respiratoires formés de lamelles empilées chez certains Arachnides (Scorpions). 2° Organes respiratoires (généralement vessie gazeuse modifiée) chez les Dipneustes Cératodiformes. 3° Organes respiratoires provenant d'une dilatation du *pharynx*, au niveau desquels s'effectuent les échanges gazeux entre le sang et l'air chez les Amphibiens adultes, les Reptiles, les Oiseaux et les Mammifères.

pourpre rétinien ou **rhodopsine.** Pigment visuel photolabile localisé dans les bâtonnets de la rétine des Vertébrés. Cette substance est constituée par un aldéhyde de la vitamine A, le *rétinène*, associé à une protéine, l'*opsine*.

poussée radiculaire. Pression exercée sur la sève brute par la racine et aidant à son ascension dans la tige.

pouvoir séparateur. Distance minimale à laquelle deux objets doivent être situés l'un de l'autre pour être vus séparés par un instrument d'optique, en particulier un microscope. Les détails de grandeur inférieure ne peuvent être décelés grâce à l'instrument.

poxvirus. *n.* Virus qui détermine des pustules sur la peau de l'homme et de nombreux animaux. Il provoque en particulier le *cow-pox*, ou *vaccine*, de la vache.

préadaptation. *n.* Caractère morphologique ou physiologique qui prédispose à la réalisation d'une transformation évolutive.

précambrien. *n.* Syn. d'*antécambrien.*

préfeuille. *n.* La première ou l'une des deux premières petites feuilles de tout rameau axillaire, en général très distincte des suivantes. Dans le cas d'un rameau formant une fleur, et qui est donc son pédoncule, les préfeuilles sont aussi nommées bractéoles, la feuille axillante étant la bractée de la fleur en question.

préformationniste. *n.* Partisan de la doctrine de la *préformation*, ou *préformationnisme*, d'après laquelle les êtres vivants apparaissent par simple grandissement d'un germe préformé, soit dans l'œuf *(ovisme)*, soit dans le spermatozoïde *(animalculisme)*. *Adj.* Concernant cette doctrine.

prépuce. *n.* Formation annulaire cutanée entourant l'extrémité de la verge.

préréduction. *n.* Lors de la méiose, ségrégation des deux allèles d'un gène lorsqu'elle se produit au cours de la première division.

présocratique. *adj.* Concernant la période de l'histoire intellectuelle grecque antérieure à celle de la vie de Socrate (468-400 av. J.-C.). *N.* Un présocratique : philosophe de cette période.

pression oncotique. Pression correspondant à la pression osmotique, mais développée par une solution colloïdale, de protéines en particulier.

pression partielle. Pression qu'aurait la masse d'un des constituants d'un mélange gazeux si celui-ci occupait seul le même volume que le mélange entier.

pression de turgescence. Pression égale à la différence entre la pression osmotique, qui tend à gonfler la cellule végétale par entrée d'eau, et la résistance de la paroi squelettique, qui s'oppose à la distension. C'est à cette différence qu'obéit en fait l'entrée d'eau.

présure. *n.* Enzyme du suc gastrique qui coagule le lait.

primaire ou **neurogène.** *adj.* Qualifie l'induction conduisant un territoire du germe à évoluer en système nerveux.

principe de l'actualisme. Application aux époques passées des phénomènes existant actuellement. Résumé par la formule : « les mêmes causes produisent les mêmes effets » (Dollo, 1893).

proboscidiens. *n.* Ordre de Mammifères qui comprend les éléphants.

procambium. *n.* Tissu à partir duquel se forment les éléments conducteurs (bois et liber). Il est encore méristématique, mais ses cellules ont commencé à s'allonger.

procaryote. *n.* Organisme dont les cellules sont dépourvues d'un vrai noyau (Bactéries, Algues bleues, etc.).

proclimax. *n.* *Climax* qui n'a pas encore atteint son équilibre.

producteurs. *n.* Organismes capables de capter l'énergie pour la transformer en énergie potentielle chimique sous forme de matières organiques. Ce sont principalement les végétaux verts qui effectuent la *photosynthèse.*

productivité. *n.* Quantité de matières organiques synthétisées par les *producteurs* dans un *écosystème*. On distingue la *productivité brute*, correspondant au rendement de la photosynthèse, et la *productivité nette*, qui tient compte de la respiration des végétaux chlorophylliens.

productivité primaire. Quantité de substances organiques synthétisées par les végétaux chlorophylliens d'un milieu donné. Celle-ci peut être évaluée en grammes de carbone par unité de surface et par unité de temps. *Ex.* En pleine mer 0,15 g/m^2/jour.

productivité secondaire. Taux d'accumulation de matière vivante au niveau des hétérotrophes.

proecdysis. *n.* Première étape de la mue des Crustacés durant laquelle l'épiderme se sépare de la cuticule. L'espace ainsi formé se remplit d'un liquide qui dissout la région interne de la vieille cuticule.

proglottis. *n.* Segment du corps d'un Cestode (*ex.* ver solitaire) contenant les organes génitaux.

prognathisme. *n.* Dans les races humaines, développement important des mâchoires vers l'avant.

progressionnisme. *n.* Doctrine selon laquelle les espèces sont apparues successivement dans le temps, et avec une organisation progressivement modifiée dans une ou plusieurs directions, mais sans être filles les unes des autres.

promonocytes. *n.* Cellules de la moelle osseuse, précurseurs des monocytes du sang.

promotion. *n.* Transformation effectivement visible d'un tissu aux dépens duquel va se former une tumeur maligne.

pronéphron ou **pronéphros.** *n.* Rein primaire antérieur, fonctionnel chez les embryons ou larves des Poissons et des Amphibiens. Cet organe reste rudimentaire et non fonctionnel chez les adultes des Vertébrés inférieurs (Cyclostomes, Poissons Téléostéens) et disparaît chez tous les adultes des Vertébrés terrestres.

pronograde. *adj.* Qualifie la marche des Mammifères lorsque l'autopode, plantigrade à l'arrêt, devient digitigrade durant la locomotion.

prophage. *n.* Forme que prend un bactériophage lorsqu'il reste inactif à l'intérieur d'une Bactérie.

prophase. *n.* Première phase de la mitose caractérisée par une spiralisation des chromosomes qui se manifeste au microscope optique par un raccourcissement et un épaississement de ceux-ci. La membrane nucléaire disparaît et le fuseau de division se forme.

prophyllaxie. *n.* Ensemble des mesures qui empêchent la prolifération d'une maladie.

prosencéphale. *n.* Vésicule antérieure de l'encéphale primitif de l'embryon des Vertébrés. Cette formation se subdivisera par la suite en deux vésicules secondaires.

protéine ou **protide.** *n.* Substance formée de l'union de nombreux acides aminés. Éléments essentiels des êtres vivants, les protéines constituent toutes les enzymes et forment avec des lipides les membranes cellulaires.

protéines de Bence-Jones. Protéines apparaissant dans l'urine de beaucoup de sujets atteint de myélome ; précipitant à chaud, elles se dissolvent à nouveau si l'on poursuit le chauffage.

prothalle. *n.* Gamétophyte en forme de lame ou de massif cellulaire. Se dit surtout du gamétophyte des Ptéridophytes.

protohistoire. *n.* Étude des civilisations « primitives » qui ont laissé une documentation écrite.

proton. *n.* Particule pesante et chargée positivement présente dans le noyau des atomes. Il y a autant de protons dans le noyau que d'électrons à la périphérie.

protonéma. *n.* Filament rampant, notamment celui sur lequel se développent les tiges feuillées des Mousses. Désigne aussi une espèce de filament comparable au thalle de certaines Algues.

protophytolysosome. *n.* Lysosome primaire végétal.

protoplasme. *n.* 1° Anciennement, substance vivante, supposée relativement homogène. 2° Actuellement, ensemble des éléments vivants de la cellule (hyaloplasme et organites) par opposition à ses sécrétions inertes (paraplasme).

protoxylème. *n.* Bois primaire formé le premier dans un faisceau avant que l'allongement de celui-ci soit achevé. Le protoxylème sera vite étiré et deviendra inutilisable. Mais, entre temps, du *métaxylème* qui n'est pas distinct de façon très tranchée se sera formé et assurera la conduction de l'eau.

protubérance annulaire ou **pont de Varole.** Pont de substance blanche reliant les *hémisphères cérébelleux* du *cervelet* des Vertébrés.

proventricule ou **ventricule succentorié.** *n.* 1° Syn. de *gésier ;* chez les Insectes, en particulier

les Coléoptères et les Orthoptères, portion de l'intestin antérieur, située en arrière du jabot et revêtue d'une cuticule épaisse formant des dents qui triturent les aliments. 2° Syn., chez les Oiseaux, d'*estomac glandulaire*.

province néritique. Région du plateau continental qui contient la plupart des Algues fixées et des Poissons pêchés par l'homme.

province océanique. Région des hautes mers située au-delà du *plateau continental*.

psammique. *adj.* Qui habite les interstices des grains de sable, où l'eau demeure longtemps.

pseudo-dichotomie. *n.* Production par un axe de deux rameaux latéraux, au-delà desquels l'extrémité de l'axe elle-même dégénère. L'ensemble ressemble à une dichotomie.

pseudobranchie. *n. Hémibranchie,* à rôle respiratoire réduit, portée par l'arc mandibulaire chez les Poissons Sélaciens.

pseudomorphose. *n.* Substitution de matière minérale, essentiellement de la silice, à de la matière organique. Ce remplacement s'effectue très fidèlement, et les structures fines sont conservées. *Ex.* Bois silicifiés.

psoas. *n.* Muscle de la cuisse humaine inséré antérieurement sur les vertèbres lombaires, postérieurement sur la crête du fémur et qui, participant à l'articulation de la hanche, joue un rôle important dans la station bipède.

psychisme. *n.* Ensemble des manifestations « nerveuses », conscientes ou non, des êtres vivants, qui semblent tous en manifester des aspects plus ou moins nets.

psychologie. *n.* Science qui étudie les processus mentaux normaux des êtres vivants.

psychophysique. *n.* Science qui étudie les relations liant les phénomènes physiques *(stimuli)* aux réactions mentales.

ptéridospermées. *n.* Plantes fossiles du Carbonifère (ère primaire) à feuilles de Fougères et se reproduisant par graines.

ptérinosomes. *n.* Granules de ptérines constituant certains pigments des *xanthophores* et des *érythrophores*.

« puff ». *n.* (*angl.*, « bouffée ».) Halo visible autour de certaines régions de chromosomes géants correspondant à la synthèse à ce niveau de molécules d'ARN messager sur des boucles d'ADN chromosomal. Connu depuis le siècle dernier (Balbiani).

pulpe dentaire. Partie vivante interne d'une dent contenant les vaisseaux sanguins et le nerf.

pupaison. *n.* Transformation de la larve de Diptère (asticot) en nymphe, ou *pupe*.

pupe. *n.* Nymphe de Diptère.

puromycine. *n.* Antibiotique inhibiteur des synthèses protéiques mitochondriales, utilisé en génétique pour étudier une résistance à l'hérédité cytoplasmique chez les Levures.

putrescine. *n.* La tétraméthylène-diamine

$$NH_2—(CH_2)_4—NH_2.$$

Apparaît lors de la putréfaction de la viande.

punas. *n.* Prairies d'altitude, humides et froides, du Pérou et de la Bolivie.

putamen. *n.* Portion ventrale externe du néostriatum du *télencéphale* des Vertébrés.

pycnose. *n.* Dégénérescence du noyau, qui devient très colorable avant d'être décomposé. Bien que voué à disparaître, il synthétise alors beaucoup d'ADN.

pygidation. *n.* Fusion des segments du pygidium (région postérieure de la carapace dorsale des Trilobites) ; caractérise l'évolution de ce groupe.

pyogène. *adj.* Qualifie une Bactérie qui provoque des lésions suppuratives et nécrotiques.

pyramide des âges. Méthode d'évaluation d'une population qui consiste à la répertorier en classes d'âges. On peut ainsi apprécier sa stabilité ou son évolution.

pyramide écologique. Représentation graphique des variations des paramètres intervenant dans une chaîne alimentaire.

pyramide de Malpighi. Élément constitutif de la zone médullaire du rein des Mammifères, dont l'aspect strié correspond à la disposition caractéristique des *néphrons* à ce niveau.

pyranne. *n.* Substance organique ternaire dont la molécule comporte un cycle à 5 atomes de carbone et 1 atome d'oxygène, avec deux doubles liaisons. Ce cycle se retrouve chez beaucoup d'oses (pyrannoses), mais sans double liaison.

pyritisation. *n.* Transformation d'un corps en pyrite (sulfure de fer, de formule FeS_2) sous l'effet de conditions réductrices.

pyrolyse. *n.* Décomposition chimique par la chaleur.

pyrophosphates. *n.* Sels de l'acide pyrophosphorique $H_4P_2O_7$, constitué de deux molécules d'acide phosphorique.

pyrorésistant ou **pyrotolérant.** *adj.* Qualifie un végétal résistant au feu. *Ex.* Plantes rhizomateuses et cespiteuses.

Q - R

Q 10. Rapport de l'intensité d'un certain processus à son intensité lorsqu'il s'opère à une température de 10 °C inférieure.

race. *n.* 1° En zoologie, syn. de *sous-espèce*. 2° En anthropologie, groupement d'êtres humains qui présentent certains caractères héréditaires communs (morphologiques, sérologiques, psychologiques, etc.).

racémique. *adj.* Qualifie une forme d'une substance qui ne dévie pas le plan de polarisation de la lumière polarisée, tandis que d'autres préparations de la même substance le font à droite ou à gauche. La forme racémique est un mélange de ces deux formes, dont l'action se neutralise.

rachis. *n.* Élément étroit, central, qui porte les folioles d'une feuille composée pennée. Prolongement du pétiole, il correspond à la nervure médiane du limbe d'une feuille entière.

rad. *n.* Dose de rayonnement d'un corps radioactif correspondant à l'absorption d'une énergie de 100 ergs pour un gramme de tissu vivant.

radiation. *n.* Apparition, à partir d'une lignée réalisant un grand nombre d'adaptations évolutives au milieu écologique dans lequel elle vit, de nouvelles races écologiques, qui deviennent indépendantes génétiquement.

radio-. Lié au nom d'un élément chimique, indique qu'il s'agit d'un isotope radioactif de celui-ci. *Ex.* Radiosodium, radiocarbone, etc.

radioactif. *adj.* Qui émet des rayonnements particulaires ou électromagnétiques susceptibles, notamment, d'impressionner la plaque photographique. Le phénomène correspond à la rupture des noyaux des atomes du corps simple ou d'un ou plusieurs corps simples d'un composé chimique.

radio-écologie. *n.* Science étudiant les relations entre les êtres vivants et le milieu en présence de radioactivité.

radio-nucléides. *n.* Corps radioactifs.

radula. *n.* Pièce masticatrice des Mollusques, en forme de ruban charnu, plus ou moins longue, garnie de rangées de denticules cornées, dont la forme, le nombre et la disposition sont des caractères spécifiques de chaque espèce. Cette languette fonctionne à la façon d'une râpe.

raffinose. *n.* Triholoside dont la molécule comporte galactose α -glucose α -fructose β, donc galactose + saccharose, le galactose étant lié par sa fonction aldéhyde au carbone 6 du glucose. Commun chez les végétaux.

raphé. *n.* 1° Chez les Diatomées pennées, dépression longitudinale médiane des valves de la carapace. 2° Dans les ovules anatropes des plantes à fleurs, zone d'union du funicule avec le tégument unique ou avec le tégument externe de l'ovule. Le tégument externe d'un ovule à deux téguments ou le tégument unique d'un ovule unitegminé manquent souvent au niveau du raphé, qui, dans ce dernier cas, semble marquer l'union du funicule et du nucelle.

rapteur. *n.* Terme désignant un mâle qui réussit à se substituer à un mâle territorial au moment de la reproduction.

réactif de Schiff. Solution de fuchsine basique décolorée par l'action du gaz sulfureux. Se recolore en rouge en présence d'aldéhydes, par exemple ceux qui apparaissent par attaque des sucres grâce à l'acide périodique (méthode P.A.S.) ou de groupements comparables comme ceux du désoxyribose, qui apparaissent par hydrolyse ménagée des acides désoxyribonucléiques (réaction de Feulgen).

réaction de Feulgen. Coloration rouge du réactif de Schiff par les acides désoxyribonucléiques après hydrolyse ménagée (HCl normal à 60 °C). Celle-ci arrache les bases puriques, et les groupements réducteurs du désoxyribose, ainsi libérés, manifestent des propriétés d'aldéhyde que n'ont pas ceux du ribose : ils recolorent donc le réactif de Schiff, ce qui permet la localisation et le dosage colorimétrique (histophotométrie des ADN).

réaction de Hill. Décomposition de l'eau lors de la photosynthèse grâce à l'énergie lumineuse captée par la chlorophylle.

réceptacle. *n.* Axe renflé, portant en général des organes sexuels, qu'il s'agisse d'une portion de thalle, comme celle qui porte les conceptacles de certaines Algues brunes, ou, chez les Phanérogames, d'une dilatation de l'axe floral portant les différentes pièces de la fleur (réceptacle floral).

récepteur. *n.* Structure ou molécule susceptible de recevoir et de fixer au moins temporairement une autre substance ou des éléments figurés, ou encore de réagir à une excitation physico-chimique (récepteur sensoriel).

récessif. *adj.* Chez les individus hétérozygotes, qualifie un gène qui reste à l'état latent, dominé par son allèle dominant.

receveur universel. Individu dont le sang ne contient pas d'*agglutinine* et qui ne peut de ce fait agglutiner aucun sang. Il peut donc recevoir du sang de chacun des autres groupes. Il ne peut, par contre, en donner qu'aux représentants de son groupe.

récif-barrière. Récif corallien séparé de la côte. *Ex.* La Grande Barrière du nord de l'Australie.

récif frangeant. Récif corallien accolé à la côte.

récifs coralliens. Formations calcaires édifiées par les coraux dans les mers tropicales chaudes, bien oxygénées et claires.

recombinaison. *n.* Phénomène qui aboutit à l'apparition, dans la descendance d'un croisement, de combinaisons génotypiques différentes de celles des parents.

recombinaison génétique. Mécanisme par lequel les gènes d'une même paire de chromosomes se combinent différemment du fait des *crossing-over*.

recombinaisons mitotiques. Échanges chromosomiques qui se produisent en dehors de la méiose ; bien étudiés chez les Champignons.

récurrence. *n.* Terme utilisé en éthologie pour exprimer une répétition.

régénération. *n.* Phénomène physiologique qui permet à certains animaux de reconstituer une partie détruite de leur organisme, soit naturellement (régénération physiologique), soit accidentellement (régénération traumatique).

région fundique. Région de l'estomac des Mammifères qui possède les cellules sécrétrices de pepsine et d'acide chlorhydrique.

région mastoïdienne. Région du crâne, postérieure au conduit auditif des Pongidés et des Hominidés, qui protège l'oreille interne. Son affection provoque une mastoïdite.

régression. *n.* Retrait de la mer d'une région donnée.

régulation. *n.* Formation par un germe incomplet, ou présentant des parties surnuméraires, d'un individu pourtant normal. Il y a régulation des déficiences dans le premier cas, des excédents dans le second.

relevé. *n.* Méthode de travail des phytosociologues qui consiste à dresser l'inventaire exhaustif des espèces de plantes d'un territoire donné.

rem. *n.* Unité de mesure du rayonnement émis par un corps radioactif et absorbé par un tissu vivant en tenant compte d'un coefficient d'efficacité biologique.

rendement d'assimilation. Bilan nutritionnel évalué par le rapport de l'énergie assimilée à l'énergie ingérée.

rendement écologique de croissance. Bilan nutritionnel évalué par le rapport de la production secondaire nette à l'énergie ingérée.

rendement de production. Bilan nutritionnel évalué par le rapport de la production secondaire nette à l'énergie assimilée.

réovirus. *n.* Virus des Vertébrés qui jouent un rôle pathogène sur les muqueuses respiratoires et oculaires.

repli céphalique. Chez l'embryon d'un Oiseau, formation provenant d'un soulèvement de la *plaque neurale*.

replum. *n.* Cadre commun à deux carpelles, et auquel sont attachées les graines, restant après la chute des valves des siliques et de certaines capsules (Bignoniacées). Net surtout chez les Crucifères et la chélidoine.

répresseur. *n.* Corps qui inhibe la synthèse d'une enzyme.

répression. *n.* Inhibition de la synthèse de certaines enzymes d'une chaîne métabolique sous l'effet d'un répresseur.

reproduction asexuée. Mode de reproduction qui ne nécessite pas la présence de gamètes. *Ex.* Bourgeonnement, fragmentation, scissiparité, etc.

reproduction sexuée. Qui met en cause des gamètes et implique par conséquent une alternance de générations.

réseau de Purkinje. Ramifications du *faisceau de His*, élément du *tissu nodal* du cœur des Oiseaux et des Mammifères.

réseau trophique. Ensemble constitué par plusieurs chaînes alimentaires reliées entre elles.

réserve. *n.* Zone à protection stricte et d'accès très limité. *Ex.* Cap Sizun.

résine. *n.* Substance complexe, insoluble dans l'eau, soluble dans l'alcool, presque solide à la température ordinaire, translucide, non entraînable par la vapeur d'eau (au contraire des huiles essentielles), et contenant des alcools aromatiques ou triterpéniques ainsi que des acides aromatiques, terpéniques ou aliphatiques.

résistance du milieu. Ensemble des facteurs du milieu qui freinent l'accroissement d'une population.

respiration nitrate. Chez certaines Bactéries, phénomène au cours duquel les nitrates, en anaérobiose, servent d'accepteurs d'électrons et remplacent ainsi l'oxygène de l'air.

rete testis. Réseau permanent de canalicules par lequel s'effectue l'évacuation des spermatozoïdes au niveau du testicule des Vertébrés.

réticuline. *n.* Syn. d'*élastine*.

réticulum endoplasmique. Système de membranes parcourant le cytoplasme d'une cellule et délimitant des espaces qui font communiquer l'extérieur avec la région contenue entre les deux feuillets de la membrane nucléaire. Lorsque le réticulum est abondant et dense, il devient un *ergastoplasme*.

rétinène. *n.* Aldéhyde de la vitamine A constitutif du *pourpre rétinien*, ou *rhodopsine*. Le rétinène existe sous forme de deux isomères : l'un *« trans »*, donnant avec l'*opsine* un composé instable, l'autre *« cis »*, donnant un composé stable.

retouche. *n.* Méthode de façonnage d'un objet grossièrement travaillé, employée par les Hommes préhistoriques et qui sert actuellement de critère de classification de ces civilisations.

réversion. *n.* Mutation qui fait retourner un type mutant au type sauvage.

rhéobie. *adj.* Qui vit dans les eaux présentant un fort courant.

rhinovirus. *n.* Virus de la muqueuse nasale responsable du rhume.

rhizoïde. *n.* Cellule allongée, qui s'enfonce dans le support pour y prélever des matériaux nutritifs. Fonctionne comme une racine (Thallophytes, Bryophytes).

rhizome. *n.* Formation souterraine, en général horizontale, à aspect de racine, mais qui est en fait une tige, portant vers l'apex un ou plusieurs bourgeons susceptibles de se développer en tiges aériennes ordinaires, et munie de feuilles écailleuses réduites et charnues.

rhodopsine. *n.* Voir *pourpre rétinien*.

rhombencéphale. *n.* Vésicule postérieure de l'encéphale primitif de l'embryon des Vertébrés. Cette formation se subdivisera par la suite en deux vésicules secondaires.

rhytidome. *n.* Couche de tissu formée par une assise génératrice externe et repoussée extérieurement, lorsque se développe dans un arbre une nouvelle assise plus interne. Voir *écorce*.

ribonucléase. *n.* Enzyme dégradant l'acide ribonucléique.

ribosomes. *n.* Organites cytoplasmiques constitués de protéines et d'acide ribonucléique (ARN), au niveau desquels s'effectue la synthèse des protéines à partir des acides aminés du cytoplasme et en fonction de l'information apportée par l'ARN messager, synthétisé dans le noyau.

ribovirus. *n.* Virus dont l'acide nucléique est l'ARN.

riss. *n.* Période de glaciation européenne située vers —200 000 ans qui correspond à la civilisation moustérienne des premiers Néandertaliens.

ritualisation. *n.* Terme d'éthologie utilisé par Lorenz pour préciser que la *sélection* stabilise les actes comportementaux pour une espèce donnée.

rouge de ruthénium. Sel complexe de ruthénium [oxychlorure ammoniacal : $(NH_4)_2RuO_5$]. Colore électivement en rouge les substances pectiques.

rouissage. *n.* Procédé très ancien qui consiste à isoler les fibres textiles du lin et du chanvre en faisant détruire les composés pectiques qui les lient par des micro-organismes.

rubéfié. *adj.* Coloré en rouge par des oxydes de fer; cette altération se produit en milieu oxydant.

S

S. Abréviation de *Unité Svedberg*. Indique la plus ou moins grande aptitude de molécules ou autres structures à se déplacer vers le fond du tube lors d'une centrifugation. Plus le nombre d'unités S est grand, plus les éléments contenus dans le liquide du tube de centrifugation sont volumineux.

saccharimétrie. *n.* Mesure de l'angle de déviation du plan de polarisation de la lumière polarisée par une substance optiquement active. La saccharimétrie utilise des degrés arbitraires, alors que la *polarimétrie* utilise des degrés de circonférence usuels.

saccules. *n.* 1° Petites vésicules incolores bien enfoncées dans le tégument, de chaque côté du sillon nourricier des bras des Crinoïdes (Échinodermes). Elles sont pleines de sphérules réfringentes formées de cellules épithéliales groupées et présentent une affinité très grande pour les colorants; leur fonction est mal connue (elles ont peut-être un rôle excréteur, ou de réserve pour des protides). 2° Le **saccule** : partie dorsale du labyrinthe de l'oreille interne des Vertébrés.

sac embryonnaire. Cavité formée entre les cellules du nucelle de l'ovule des Angiospermes et renfermant le gamète femelle, ou *oosphère*, ainsi que, le plus souvent, deux *synergides* au voisinage de cette dernière, trois *antipodes* à l'autre pôle, et une cellule à deux noyaux (cellule centrale). Les noyaux de la cellule centrale fusionneront entre eux et avec celui de l'un des gamètes mâles apportés par le tube pollinique pour fournir le noyau triploïde d'où sont issus les noyaux de l'albumen.

sacs crémastériens. Sacs musculaires de la paroi abdominale de nombreux Mammifères formés lors de la migration des testicules.

sacs scrotaux. Syn. de *scrotum* ou de *bourses*.

salpingite. *n.* Affection bactérienne chronique ou aiguë des trompes ovariennes.

sansouire. *n.* Prairie à salicornes de Camargue.

saprophage. *adj.* Qui se nourrit de produits en décomposition.

saprophyte. *adj.* Qualifie un végétal qui tire sa nourriture de matières organiques en décomposition.

saproxylophage. *adj.* Qualifie un organisme se nourrissant de bois en décomposition. *Ex.* Termites.

saproxylophile. *adj.* Qualifie un organisme vivant sur du bois en décomposition.

sarcolysine. *n.* Voir *melphalan*.

sarcome. *n.* Tumeur maligne qui se forme dans un tissu conjonctif. En général, on précise la nature du tissu conjonctif : chondrosarcome, ostéosarcome, etc.

saturation. *n.* En physiologie, état vis-à-vis d'un de ses facteurs d'un processus qui ne peut plus être intensifié par augmentation de la valeur du facteur en question; d'autres facteurs nécessaires au processus d'ensemble deviennent alors des *facteurs limitants*.

saturé. *adj.* 1° *Solution saturée :* où l'on ne peut dissoudre plus de soluté. 2° *Molécule organique saturée* : qui ne comporte pas de double liaison (permettant des réactions d'addition).

saumâtre. *adj.* Désigne l'eau de salure inférieure celle de l'eau de mer.

sauropsidés. *n.* Terme regroupant les Reptiles et les Oiseaux utilisé pour rappeler leurs nombreux caractères communs et, en particulier, leur mode de reproduction (fécondation interne, oviparité, présence d'un amnios et d'une allantoïde...).

saussaie. *n.* Zone riveraine d'un lac peuplée de divers saules.

savane. *n.* Formation végétale tropicale comportant de hautes herbes (80 cm au moins) et, parmi elles, des végétaux plus bas et des arbres disséminés, isolés ou en bosquets.

scalariforme. *adj.* 1° **(conjugaison).** Mode de conjugaison de certaines Algues Zygophycées dans lequel les cellules de deux filaments différents s'unissent deux par deux grâce à un canal (canal de conjugaison), l'ensemble constituant une sorte d'échelle. 2° **(perforation).** Orifice situé entre deux cellules successives formant un vaisseau de bois, barré partiellement par des barreaux ligneux parallèles, comparables à ceux d'une échelle. 3° **(trachéide).** Trachéide dont la paroi est imprégnée de lignine, excepté des bandes disposées très régulièrement comme les barreaux d'une échelle.

scanning. Pour *Scanning Electron Microscope* (SEM). Microscope électronique à balayage.

schème. *n.* Représentation intermédiaire entre le concept et la perception.

schiste noir. Roche cristalline, micacée, de couleur sombre, qui se débite en feuillets. Les schistes noirs à Graptolites (Ordovicien à Dévonien) sont caractéristiques d'un dépôt en milieu réducteur.

schizo-endémique. *adj.* D'aire restreinte parce qu'apparu récemment dans cette aire par suite du morcellement en plusieurs taxons d'un taxon mère, de ce fait disparu. *N.* Un schizo-endémique.

sciaphyte. *adj.* Qualifie une plante ne se développant qu'à l'ombre. *Ex.* Fougères, Mousses, hêtre.

scissiparité. *n.* Syn. de *fission* et de *fragmentation.*

sclérite. *n.* Cellule végétale à paroi épaissie et très généralement lignifiée, de forme très variable et isolée parmi des cellules banales.

scléroprotéine. *n.* Protéine fibreuse, sécrétée par des *scléroblastes* (ou sclérocytes), qui constitue la spongine des Éponges.

schorre. *n.* Prairie salée littorale, où prolifèrent notamment les salicornes.

sclérenchyme. *n.* Tissu constitué de cellules, mortes en général, à paroi lignifiée, conférant une certaine résistance mécanique à l'organe qui le possède.

sclérocyte ou **scléroblaste.** *n.* Cellule ectodermique mobile sécrétant les spicules chez les Spongiaires et les Cnidaires Anthozoaires Octocoralliaires.

sclérotome. *n.* Amas de cellules de la zone interne des somites de l'embryon qui formera la colonne vertébrale remplaçant la *corde dorsale.*

sebkha. *n.* Dépression salée du Sahara.

sécrétion interne. Production par certaines cellules d'un organisme de substances qui passent dans le milieu intérieur de celui-ci, dans l'ensemble duquel elles se répandent, à la différence des médiateurs chimiques, mais ne sont pas rejetées à l'extérieur.

sédiment. *n.* Dépôt, d'origine marine ou continentale (lac, cours d'eau), d'un matériau meuble au cours du transport.

sédimentologie. *n.* Partie de la géologie qui étudie la structure des roches qui se sont formées dans les fonds marins et lacustres par dépôts des organites en suspension dans l'eau.

segment externe. Partie constitutive des *cellules visuelles* formée par l'empilement de disques (provenant des replis de la membrane plasmique) et contenant le pigment visuel.

segment intermédiaire. Partie constitutive des *cellules visuelles* intercalée entre le *segment externe* et le *segment interne.*

segment interne. Partie constitutive des *cellules visuelles,* contenant le noyau et des mitochondries, et dont l'extrémité entre en relation avec les neurones bipolaires.

ségrégation. *n.* 1° Lors de la méiose, séparation des chromosomes homologues. 2° Séparation des caractères parentaux d'un hybride lors des croisements.

ségrégation postméiotique. Séparation de deux allèles après la méiose au cours de la mitose postméiotique.

sélection. *n.* Choix d'individus présentant des caractères dont on désire la conservation dans une lignée. Parmi les individus choisis, croisés entre eux, certains ne transmettront pas ces caractères à tous leurs descendants, d'autres par contre, qu'on finira par isoler, le feront et produiront une lignée pure.

sélection artificielle. Choix imposé par l'homme dans la reproduction d'une population animale ou végétale afin d'en retirer certaines combinaisons qui lui sont favorables. Cette technique est largement employée dans l'amélioration du cheptel, des animaux domestiques et des plantes.

sélection naturelle. Processus selon lequel, au cours de l'évolution, les conditions de milieu et de compétition avec les autres êtres agissent comme un sélectionneur, et ne laissent survivre que les individus présentant, grâce à des mutations survenues par hasard, tel ou tel avantage. Certains affirment que toutes les nouveautés apparues au cours de l'évolution seraient nées ainsi, c'est-à-dire que tous les caractères seraient ou auraient été, à un moment donné, adaptatifs. Cette hypothèse néo-darwinienne ne semble pas entièrement acceptable.

semence. *n.* 1° Toute formation propre à propager une plante, c'est-à-dire contenant une graine, ou un autre germe, libre ou enclos dans d'autres structures. 2° Chez les animaux, sécrétion du mâle contenant les spermatozoïdes libérés par ses testicules.

semi-fine (coupe). D'épaisseur intermédiaire entre celle requise pour les coupes histologiques. (5 µm) et pour les coupes à examiner au microscope électronique (50 nm) : environ 0,5 µm.

semi-perméable ou **hémiperméable.** *adj.* Qui ne laisse passer que les molécules du solvant, et non celles du soluté.

sénescence. *n.* Vieillissement.

séquence. *n.* Ordre de succession des éléments d'une structure en chaîne (acides aminés d'une protéine, bases organiques d'un acide nucléique).

série stratigraphique. Succession, au cours du temps, de formations géologiques; chacune d'entre elles est caractérisée par une lithologie et une association d'organismes (faune et flore) propres.

sérine. *n.* Acide aminé à fonction alcool

$$HO{-}CH_2{-}\underset{\displaystyle NH_2}{\underset{|}{CH}}{-}COOH.$$

sève brute. Solution aqueuse d'éléments minéraux divers absorbée par la plante au niveau de ses racines, parfois de ses feuilles. Circule essentiellement dans le bois. Ne contient pas de glucides.

sève élaborée. Solution circulant essentiellement dans le liber des plantes, et contenant notamment les glucides (saccharose) qui proviennent de la photosynthèse. Servira à la nutrition des cellules du végétal, y compris les racines.

sinus galactophore. Réceptacle de la mamelle des Mammifères qui collecte le lait provenant des différents *acini* avant son écoulement par l'extrémité du mamelon.

sinus génito-urinaire. Chez les Mammifères Monotrèmes, région recevant les canaux urinaires et génitaux et où débouche ventralement la vessie. Chez le mâle, il s'ouvre dans le cloaque; chez la femelle, il joue le rôle de vagin.

sinus veineux. Large vaisseau contractile, courbé en U, et situé au milieu de la face ventrale du corps de l'amphioxus (Céphalocordés). Il propulse dans les branchies le sang reçu par les *canaux de Cuvier* et les veines intestinale et hépatique.

sinusoïde. *adj.* **(capillaire).** Qualifie un capillaire dont le revêtement endothélial est constitué de cellules fenestrées et non jointives. *Ex.* Capillaires du foie et de la rate.

site d'hétérozygotie. Zone d'ADN de deux chromatides homologues dans laquelle les séquences des bases nucléotidiques sont différentes par suite de l'hybridisme.

semi-dominant. *adj.* Caractérise les deux allèles d'un même gène, tels que le phénotype qui en résulte présente des caractères intermédiaires de ceux des deux parents.

séminivore. *adj.* Qualifie un organisme se nourrissant de graines.

sempervirente. *adj.* Qualifie une forêt dense et humide.

sensibilité épicritique. Type de sensibilité tactile précise.

sensibilité extéroceptive. Sensibilité recueillie au niveau du tégument par des cellules ou des organes sensitifs.

sensibilité intéroceptive. Type de sensibilité aux stimuli émanant des viscères internes.

sensibilité proprioceptive. Type de sensibilité aux stimuli provenant des muscles, des tendons ou des articulations.

sensibilité protopathique. Type de sensibilité tactile diffuse à la douleur.

septum. *n.* Cloison. 1° En cytologie : cloison de séparation entre deux cellules filles formées de façon centripète à partir de la membrane cytoplasmique de la cellule mère, à la manière d'un diaphragme-iris qui se fermerait progressivement. 2° En morphologie florale, cloison délimitant les loges d'un ovaire pluriloculaire.

septum lucidum. Chez les Mammifères, cloison séparant les deux ventricules latéraux des hémisphères cérébraux.

séreuse. *n.* 1° Enveloppe externe d'origine ectomésodermique, protégeant l'embryon des Insectes. 2° Fine membrane tapissant certains organes et cavités du corps.

sérologie. *n.* Science qui étudie le sang des Vertébrés.

sérum. *n.* Liquide obtenu après la coagulation du sang. Il correspond au plasma sanguin débarrassé de son fibrinogène.

sérum immunisant. Voir *immunsérum.*

sex-ratio. Rapport ou proportion relative des sexes dans une population donnée.

sexupares ou **sexupara.** *n.* Femelles parthénogénétiques issues des *fundatrigeniae* chez les pucerons.

silique. *n.* Fruit sec des Crucifères essentiellement formé par deux carpelles à placentation pariétale, dont les placentas sont unis par une fausse cloison. La déhiscence libère deux valves par rupture de la paroi de part et d'autre des placentas. Ces valves sont libérées à partir du bas et demeurent longtemps attachées en haut. Il reste un replum portant les graines et la fausse cloison, continuant le pédoncule floral et terminé par les stigmates sessiles.

simple. *adj.* **(feuille).** Qui n'est formée que d'un seul élément comprenant gaine, pétiole et limbe, et non pas plusieurs folioles.

sinanthropes. *n.* Noms donnés aux Pithécanthropes asiatiques.

siphon. *n.* Structure présentant de nombreux noyaux, chloroplastes, etc., dans une seule membrane cytoplasmique. Il s'agit donc d'un *syncytium,* comparable à des cellules fusionnées. *Ex.* Chez les Algues Chlorophycées.

slikke ou **tangue.** *n.* Vase littorale formée d'argiles fines apportées par les eaux douces à l'état de suspensions et qui précipitent au contact de l'eau de mer.

smog. *n.* Brouillard constitué de gaz chauds, dont le *PAN*, sévissant au-dessus de villes de climat assez chaud.

sociabilité. *n.* Critère de définition d'un végétal selon qu'il vit isolément, en groupe ou en peuplement.

sociation. *n.* Terme utilisé par certains phytosociologues comme synonyme « d'association végétale ».

sol. *n.* 1° Solution colloïdale superficiellement analogue à une solution vraie, notamment par sa grande fluidité. 2° Partie superficielle de la croûte terrestre où se manifeste la vie animale et végétale.

sole pédieuse. Partie basale de certains animaux servant à la fixation (hydre d'eau douce) ou à la reptation (escargot).

solontchak. *n.* Dépression salée d'Asie.

soluté. *n.* Corps dissous dans un milieu de dispersion, ou solvant.

solvant. *n.* Milieu de dispersion, très généralement liquide, des molécules ou ions d'un corps dissous ou soluté.

solvatation. *n.* Formation d'une enveloppe de molécules d'eau autour d'un ion, qui est donc *hydraté*.

solvaté. *adj.* Qui a subi le phénomène de solvatation.

soma. *n.* 1° Ensemble des cellules non sexuelles d'un organisme. 2° Syn. de *corps cellulaire du neurone*.

somation. *n.* Variation qui, n'affectant que le *soma*, n'est pas héréditaire.

somatopleure. *n.* Paroi externe du mésentère chez les cœlomates.

somite. *n.* Segment primitif apparaissant latéralement sur la chorde dorsale, chez l'embryon, et donnant principalement les muscles.

soudan III. Colorant rouge spécifique des lipides, de la cuticule des cellules végétales et du liège. Dit aussi *écarlate de cérol BXL*.

soulèvement tectonique. Mouvement de bas en haut de l'écorce terrestre, avec élévation d'ensemble de toute une région, s'accompagnant de failles et de plissements.

sous-association. *n.* Subdivision d'une association végétale caractérisée par une espèce différentielle de l'association.

sous-muqueuse. *n.* Couche cellulaire conjonctive, extérieure à la muqueuse, constituée de tissu conjonctif lâche renfermant des plexus nerveux.

spectrophotométrie. *n.* Mesure de l'absorption plus ou moins intense des radiations de diverses longueurs d'onde par une substance (le spectre obtenu aide à son identification).

spermathèque. *n.* Poche de l'appareil génital de certaines femelles servant à la réception et à la rétention des spermatozoïdes en attendant la fécondation.

spermatide. *n.* Cellule sexuelle mâle *haploïde* qui conduira, après différenciation, au spermatozoïde mûr, muni de son flagelle.

spermatocyte. *n.* 1° Spermatocyte de premier ordre : cellule diploïde résultant d'une multiplication de la *spermatogonie* et ayant subi une légère augmentation de taille. 2° Spermatocyte de deuxième ordre : cellule haploïde résultant de la mitose réductionnelle du spermatocyte de premier ordre.

spermatogenèse. *n.* Transformation des cellules initiales mâles en spermatozoïdes mûrs s'effectuant dans les testicules.

spermatogonie. *n.* Cellule diploïde initiale du spermatozoïde conduisant à la formation du spermatocyte.

spermatophore. *n.* Dispositif permettant le transfert du sperme dans l'organisme femelle. Il peut y avoir perforation du tégument de la femelle dans le cas de la fécondation *hypodermique* (nombreux Vers) ou dépôt au voisinage de l'orifice génital de la femelle (nombreux Insectes).

spermatozoïde. *n.* Cellule sexuelle mâle haploïde caractérisée, en général, par sa différenciation en une *tête*, comportant le noyau coiffé par l'acrosome, une *pièce intermédiaire* et un *flagelle* mobile.

spiracule. *n.* Orifice externe des branchies en bourses des Agnathes.

spire. *n.* Spirale ou hélice suivant le cas.

spirochétose. *n.* Fièvre récurrente due à un spirochète transmis par certains Acariens.

spiromètre. *n.* Appareil destiné à mesurer la capacité des poumons de l'homme. Également, appareil destiné à mesurer les échanges respiratoires (O_2 absorbé, CO_2 rejeté). Dit surtout alors *respiromètre*. Appliqué à l'étude d'échanges respiratoires minimes, comme ceux d'un fragment tissulaire, c'est un *microrespiromètre*.

spiromycine. *n.* Antibiotique inhibiteur des synthèses protéiques mitochondriales, utilisé en génétique pour étudier une résistance à l'hérédité cytoplasmique chez les Levures.

splanchnopleure. *n.* Paroi interne du mésentère constituant la musculature de l'intestin chez les cœlomates.

sporange. *n.* Sac contenant des spores. Chez les végétaux autres que les Cormophytes (Mousses, Fougères, plantes à fleurs), il vaut mieux dire *sporocyste*.

spore. *n.* 1° Cellule libre et éventuellement mobile assurant la reproduction asexuée (voir *spore de répétition*) ou la survie dans des conditions difficiles (spore de conservation). 2° Cellule formée par le sporophyte avec réduction chromatique et donnant naissance au gamétophyte. Dans ce sens, la spore est dite également *méiospore*, ou *spore réductionnelle* (les spores du type précédent étant *équationnelles*). Les cellules des spores (cellules sporales) comportent souvent une paroi gluante ou surtout dure et épaisse qui leur permet d'attendre en état de vie latente les conditions favorables à la germination. Les spores des Bactéries et les ascospores sont des endospores, formées à l'intérieur du cytoplasme de la cellule mère et différenciant une paroi propre ; en revanche, dans le cas de la plupart des autres spores, c'est la membrane de la cellule mère, ou d'un bourgeon produit par elle, qui devient celle de la spore et se charge extérieurement de sporopollénine. Il en est de même en ce qui concerne les grains de pollen.

spore de répétition. Spore dont le développement reproduit le thalle qui lui a donné naissance. Sa production ne marque donc pas un progrès dans le cycle de développement de la plante. Au contraire, les spores formées avec réduction chromatique donnent un gamétophyte bien différent du sporophyte qui les a engendrées.

sporopollénine. *n.* Substance extrêmement résistante formant la paroi externe des grains de pollen et des spores. Produit de la polymérisation d'esters de divers caroténoïdes (carotène, anthéraxanthine, zéaxanthine) associée à une oxydation. L'acide estérifié est lui-même un acide gras, palmitique notamment, et le produit résultant est un polymère à quatre-vingt dix atomes de carbone.

stathmocinèse. *n.* Division des chromosomes non suivie de la séparation des chromatides filles du fait de l'inhibition de l'organisation du fuseau achromatique, sous l'action de la colchicine notamment.

stèle. *n.* 1° Chez les plantes à fleurs, désigne le cylindre central. 2° Chez les Ptéridophytes, il peut y avoir plusieurs stèles, pourvues chacune de bois, de liber et de péricycle (polystélie). Le phénomène est très rare chez les plantes à fleurs, et les faisceaux de bois et de liber n'ont pas les mêmes caractères dans les deux cas.

sténohalin. *adj.* **(organisme).** Qui doit pour survivre être placé dans un milieu de concentration très précise en sel (chlorure de sodium).

sténon. *n.* Canal excréteur des glandes parotides séreuses de l'homme.

sténophage. *adj.* Syn. de *monophage*.

sténophotopériodique. *adj.* Voir *amphipériodique*.

sténose pylorique. Rétrécissement de l'orifice stomacal provoquant des troubles digestifs. Cette anomalie héréditaire affecte surtout le sexe masculin.

sténotherme. *adj.* **(organisme).** Qui ne vit que dans d'étroites limites de température.

steppe. *n.* Zone à végétation peu dense (« ouverte ») où dominent les herbes (Graminées) vivaces se desséchant l'été, mêlées à des plantes annuelles ou des buissons. A la différence de la savane, il n'y pousse pas d'arbres. C'est la *prairie* d'Amérique du Nord, la *pampa* d'Argentine, la *puszta* de Hongrie. Dans les zones chaudes, à longue saison sèche, la steppe forme une région intermédiaire entre la savane et le désert, comme au sud du Sahara ; on y trouve alors des arbres, au fur et à mesure qu'on approche de la savane.

stéréoisomère. *adj.* Qualifie des composés organiques dont la structure chimique est identique mais dont la disposition spatiale des atomes est différente. *N.* Un stéréoisomère.

stéréoscan. *n.* Microscope électronique à balayage, qui permet des grossissements très importants (jusqu'à 20 000).

stimulus. *n.* Agent physique ou chimique qui excite des organes ou des sens, déterminant chez les animaux des réactions comportementales (tropismes).

stipule. *n.* Appendice supérieur de la gaine de la feuille, correspondant à une foliole insérée à cet endroit. Lorsque les stipules, généralement disposées une de chaque côté, semblent insérées directement sur la tige, c'est que la gaine ou base est très courte, mais elle est toujours reconnaissable, surtout sur les premières feuilles du rameau ou de la plante entière.

stomate ou **stomate aérifère.** Ouverture dans l'épiderme des feuilles et de la tige ménagée par l'écartement de deux cellules (cellules stomatiques). Les échanges de gaz peuvent s'effectuer plus facilement qu'à travers la cuticule des cellules épidermiques.

stomate aquifère. Stomate par lequel est émise de l'eau ou une solution aqueuse qui laisse cristalliser son contenu (calcaire, etc.) en s'évaporant. Les stomates aquifères sont situés à la pointe, aux marges du limbe ou sur la face supérieure de celui-ci, près de la marge. *Ex.* Certaines saxifrages.

stratification. *n.* Disposition selon un gradient vertical des facteurs d'un milieu (température, lumière, etc.) ou des couches végétales d'une forêt p. ex.

stratigraphie. *n.* Étude de la succession des couches terrestres, ou *strates* (elles sont appelées ainsi car elles se sont déposées horizontalement).

striatum. *n.* Syn. de *noyau basal*.

strobilisation ou **strobilation.** *n.* 1° Phénomène de segmentation transversale par creusement de constrictions annulaires à partir du sommet du polype fixé (ou scyphistome) au cours du cycle de reproduction sexuée des Cnidaires Scyphozoaires. 2° Processus de fragmentation du corps s'effectuant lors de la reproduction de certains Urocordés (Aplousobranches, Pyrosomes et Salpes).

stroma. *n.* 1° Formation massive produite par un mycélium de Champignon et abritant, sans les enclore, des structures reproductrices. Parfois nommée *tubercule*, ou *sporodochie*. 2° Substance fondamentale contenue dans les plastes ou les mitochondries, entourant leurs lamelles. 3° Membrane cytoplasmique d'une hématie vidée de son contenu.

subérine. *n.* Substance imprégnant les membranes des cellules du liège, ou suber. C'est un mélange

complexe d'esters d'acides gras hydroxylés et d'alcools à longue chaîne.

subspontané. *adj.* Qui est cultivé communément et constamment réintroduit dans les terrains voisins à partir des cultures, mais ne se maintient pas si celles-ci sont abandonnées.

substance blanche. Substance du système nerveux des Vertébrés constituée par les prolongements des corps cellulaires des neurones de la *substance grise.* Celle-ci, en position interne au niveau de l'encéphale, devient externe au niveau de la moelle épinière.

substance grise. Substance du système nerveux des Vertébrés constituée par les corps cellulaires des *neurones.* En position externe au niveau de l'encéphale, elle devient interne au niveau de la moelle épinière.

substance parasympathicomimétique. Substance provoquant les mêmes effets que le système parasympathique.

substance sympathicomimétique. Substance provoquant les mêmes effets que ceux propres au système sympathique.

sucs digestifs. Liquides contenant les enzymes digestives. Suivant leur origine, on distingue les sucs gastrique, intestinal et pancréatique.

suffrutescent. *adj.* Ligneux en bas, herbacé en haut, et dont seule la partie inférieure survivra à l'hiver. Syn. *sous-frutescent.*

suint. *n.* Produit gras séparé de la laine. Correspond à la sécrétion des glandes sébacées du mouton et contient notamment de la *lanoline.*

sulfhydrylé. *adj.* Qui comporte le groupement —SH (*ex.* la cystéine).

sulfonamide. *n.* Substance antimétabolite de l'acide para-aminobenzoïque, élément constitutif de l'acide folique qui intervient au cours des méthylations du métabolisme.

supermolécule. *n.* Unité formée de l'union de plusieurs molécules du même corps de manière déterminée mais sans liaison chimique entre elles, à la différence d'un polymère.

suppresseur. *n.* Mutation qui laisse intacte une mutation antérieure, mais rétablit le phénotype de l'espèce avant la première mutation.

supracoracoïde. *n.* Muscle ventral de l'épaule qui relie le coracoïde et la clavicule à la tête de l'humérus.

supralittoral. *adj.* Situé tout à fait à la limite supérieure du niveau de la haute mer, et qui n'est atteint qu'occasionnellement par les flots.

suprastimulus. *n.* Leurre qui déclenche un comportement plus intense que le stimulus naturel.

surdominance. *n.* Interaction entre allèles qui se manifeste chez les hybrides présentant une vigueur supérieure à celle de leurs parents.

surfusion. *n.* État d'une substance qui demeure liquide bien qu'elle se trouve à une température inférieure à sa température de fusion.

surnageant. *n.* Liquide demeurant après une centrifugation, qui a permis d'en séparer sous forme de culot les éléments relativement volumineux qu'il tenait en suspension. Une seconde centrifugation plus intense pourra éventuellement séparer un nouveau culot à partir du premier surnageant, si celui-ci contenait encore des éléments assez volumineux et si la nouvelle centrifugation est assez intense et prolongée.

suspenseur. *n.* 1° Chez les Moisissures (Champignons Zygomycètes), filament mycélien portant le gamétange (gamétocyste) et issu du cloisonnement du progamétange. 2° Chez les Phanérogames et certaines Ptéridophytes, filament issu de l'œuf et auquel est attaché l'embryon au début de son développement.

suture. *n.* Ligne d'union de deux régions différentes d'un même organe ou d'organes différents. Peut marquer une union postgénitale (les parties étaient libres puis se sont rapprochées lors de l'ontogénie) ou être congénitale (les parties sont nées unies).

symbiose. *n.* Association étroite de deux êtres dont chacun bénéficie des produits de l'activité de l'autre.

sympatriques. *adj.* Qualifie des espèces occupant des aires géographiques qui se recouvrent.

sympode. *n.* Système de ramification dans lequel un segment (article) d'axe cesse sa croissance en formant éventuellement une fleur et une inflorescence, tandis qu'un ou plusieurs bourgeons axillaires supérieurs se développent en autant de nouveaux articles, qui évolueront de la même façon. Lorsqu'il y a deux axillaires, on obtient un *dichasium (ramification pseudo-dichotome)*, lorsqu'il n'y en a qu'un, un *monochasium,* et s'il y en a plusieurs, un *pléiochasium.* Une ramification assez comparable est parfois présente chez les Thallophytes (articles de mycélium des Champignons).

sympodial. *adj.* Qui concerne le sympode. Qui se fait en réalisant un sympode. *Ex.* Ramification sympodiale.

synange. *n.* Groupe de sporanges soudés, plus ou moins reconnaissables chez diverses Ptéridophytes.

synapse. *n.* Jonction entre deux neurones, ou entre un neurone et une fibre musculaire, que l'influx nerveux franchit généralement par l'intermédiaire de médiateurs chimiques.

synapsis. *n.* Appariement des chromosomes homologues au *stade zygotène* lors de la prophase méiotique.

synarthrose. *n.* Mode d'articulation entre deux os qui leur interdit toute mobilité.

synchondrose. *n.* Type d'articulation (*synarthrose)* entre deux os reliés par du cartilage.

synchronies. *n.* Faits ou situations qui se déroulent durant la même période de temps.

syncydiogène. *adj.* Qui provoque la disparition des membranes cellulaires d'un tissu, transformant celui-ci en *syncytium.*

syncytial. *adj.* Constitué d'un *syncytium,* c'est-à-dire d'un cytoplasme où baignent de nombreux noyaux sans que l'ensemble soit divisé en autant de cellules.

syncytium. *n.* Structure vivante comportant de nombreux noyaux dans un seul cytoplasme, enveloppé d'une seule membrane cytoplasmique, comme si plusieurs cellules avaient fusionné. Voir *cœnocyte* et *siphon.*

syndesmose. *n.* Articulation souple entre deux os réalisée par du tissu conjonctif.

syndétochéile. *adj.* **(stomate).** Muni de cellules annexes provenant de la même cellule mère que les cellules stomatiques. Syn. de *mésogène* (chez les Angiospermes).

syndrome de Klinefelter. Anomalie chromosomique de l'homme due à une garniture de type XXY (au lieu de XX ou XY). Le sujet atteint est de grande taille et, tout en présentant des caractères sexuels secondaires masculins, possède des glandes sexuelles atrophiées.

syndrome de Turner. Anomalie chromosomique de l'homme due à l'existence d'une garniture chromosomique sexuelle de type XO (au lieu de XX ou XY). Le sujet atteint présente une petite taille et des caractères secondaires sexuels féminins, selon que les glandes sexuelles sont réduites ou absentes.

synécologie. *n.* Branche de l'écologie étudiant les *communautés* ou *biocénoses,* complexes d'êtres vivants soumis ensemble à des conditions écologiques semblables.

synergide. *n.* L'une des deux cellules entourant la cellule œuf dans le sac embryonnaire des Angiospermes. Les synergides semblent très importantes, puisque l'une recevrait du tube pollinique les deux gamètes mâles et servirait d'intermédiaire à la double fécondation.

synergie. *n.* Association de deux substances dont l'action combinée est généralement supérieure à la somme des effets séparés.

synostose. *n.* Type d'articulation *(synarthrose)* entre deux os soudés.

synsacrum. *n.* Pièce unique osseuse du squelette axial des Oiseaux constituée par les vertèbres sacrées et lombaires soudées aux premières vertèbres caudales et aux dernières vertèbres thoraciques.

synthèse résiduelle. Synthèse d'ADN qui se produit au *stade zygotène* après la duplication de l'ADN qui s'effectue avant que la méiose commence.

synusie. *n.* Peuplement animal ou végétal considéré comme sous-ensemble d'un même écosystème.

systématique. Syn. de *taxonomie.*

système aphytal. Système océanique dépourvu de végétaux chlorophylliens par suite du manque de lumière.

système autonome. Syn. de *système nerveux viscéral.*

système cérébro-spinal. Voir *névraxe.*

système de Havers. Voir *ostéone.*

système latéral. Syn. de *ligne latérale.*

système nerveux central. Syn. de *névraxe.*

système nerveux viscéral. Système nerveux contrôlant le fonctionnement des viscères et la contraction des muscles lisses. Il est constitué de deux ensembles antagonistes : le *système parasympathique* et le *système orthosympathique.*

système orthosympathique. Système constitutif du système nerveux viscéral, formé d'une chaîne ganglionnaire en relation avec des nerfs particuliers.

système parasympathique. Système constitutif du système nerveux viscéral dont les centres localisés au niveau du bulbe sont en relation avec des nerfs particuliers. Il provoque, notamment, un ralentissement du rythme cardiaque.

système des phagocytes mononucléaires. Ensemble de toutes les cellules hautement phagocytaires et mononucléaires d'un organisme. Ce nouveau concept remplace actuellement celui de *système réticulo-endothélial.*

système phytal. Système océanique recevant assez de lumière pour permettre le développement des Algues.

systole. *n.* Phase de contraction des oreillettes et ventricules du cœur des Vertébrés.

T

taïga. *n.* Forêt de Conifères des pays froids. Se trouve en Amérique et en Eurasie, au sud de la toundra et au nord des forêts de Feuillus.

taille. *n.* Technique utilisée par l'homme préhistorique pour la fabrication d'objets manufacturés. Sert actuellement de critère de classification des civilisations anciennes.

takyr. *n.* Région argileuse d'un désert, inondée en saison des pluies, et servant alors de point d'eau pour les troupeaux de nomades.

talus continental. Abrupt situé entre le *plateau continental* et les *abysses.*

tamis moléculaire. Colonne de substance (silicates, dextranes) se présentant sous forme d'un réseau délimitant des espaces plus ou moins exigus où seules peuvent pénétrer les petites molécules qui seront adsorbées. Les autres, ne pouvant pénétrer,

dans ces espaces, qui représentent la plus grande partie de la surface disponible par l'adsorption, passeront sans être retenues.

tampon (solution). Mélange conservant un pH constant malgré l'introduction d'acides ou de bases. Des transformations chimiques s'y produisent sous l'effet des molécules ajoutées et les neutralisent, aboutissant à la stabilité du pH.

tangue. *n.* Syn. de *slikke.*

tanins. *n.* Ensemble de substances à fonctions phénol et éventuellement acide, liées ou non à des sucres. Abondants dans diverses écorces; utilisés dans le tannage, c'est-à-dire dans la création, par leur intermédiaire, de liaisons entre les chaînes protéiques des peaux, de manière à augmenter leur résistance mécanique et à les rendre imputrescibles et moins perméables. En médecine, ils sont astringents, antidiarrhéiques et ont aussi des propriétés antiseptiques.

taphonomie. *n.* Étude de tout ce qui se rapporte à la formation de gisements fossilifères.

taux de mutation. Probabilité pour qu'un gène issu d'une lignée génique *A* soit devenu *a* au bout d'une génération de l'organisme considéré.

taux de mutation réverse. Probabilité pour qu'un gène muté revienne à l'état initial après une nouvelle mutation.

taxonomie ou **systématique.** *n.* Science qui classe les êtres vivants.

tchernoziom. *n.* Terre noire fertile des steppes.

technique. *n.* Procédé utilisé pour produire un objet manufacturé ou non. Sert de critère de classification des civilisations préhistoriques.

technique off-shore. Technique d'extraction du pétrole en mer.

tectum ou **lobes optiques.** Partie dorsale du *mésencéphale* des Vertébrés servant de relais visuel et formant les *tubercules bijumeaux* chez les Vertébrés non mammaliens, ou les *quadrijumeaux* chez les Mammifères.

tegmentum ou **calotte.** *n.* Partie ventrale du *mésencéphale* des Vertébrés servant de centre de corrélation des influx acoustiques, statiques et visuels chez les Vertébrés.

tégument. *n.* Revêtement externe du corps d'un animal qui peut être de natures diverses : 1° Simple épithélium de certains Vers libres (Planaires). 2° Couche de cuticule, doublée d'un épithélium, des Vers parasites (*ex.* ascaris) et de quelques Mollusques (Polyplacophores). 3° Carapace chitineuse des Arthropodes. 4° Peau des Vertébrés formée d'un épiderme d'origine ectodermique et d'un derme profond d'origine mésodermique.

télencéphale. *n.* Vésicule embryonnaire antérieure constitutive du cerveau des Vertébrés et à partir de laquelle se différencient les hémisphères cérébraux.

télencéphalisation. *n.* Processus de développement et de différenciation de nouvelles structures au niveau du *télencéphale* des Mammifères.

télétoxie. *n.* Destruction d'un organisme vivant par des composés chimiques toxiques élaborés par certains micro-organismes.

télolécithe ou **télolécithique.** *adj.* Qualifie un œuf renfermant un vitellus abondant. La segmentation d'un tel œuf est partielle. *Ex.* L'œuf de poule.

télophase. *n.* Dernière phase de la mitose durant laquelle se forment deux cellules filles par division du cytoplasme et reconstitution des membranes nucléaire et cytoplasmique.

tensio-active. *adj.* Qualifie une substance qui abaisse la tension superficielle d'un produit et facilite ainsi son émulsion (*ex.* propriétés des sels des acides biliaires).

tension superficielle. Résistance mécanique de la surface d'un liquide, dont les molécules forment une sorte de film.

ternaire. *adj.* En chimie organique, qui comporte du carbone, de l'hydrogène et de l'oxygène.

territoire. *n.* Zone entourant le nid ou l'habitat d'un animal (Oiseau ou Mammifère), dans laquelle celui-ci trouvera une alimentation suffisante et pourra se reproduire.

territoires présomptifs de la blastula. Amas de cellules localisées au niveau de la *blastula* et dont l'évolution doit conduire à l'élaboration d'un organe donné.

testicule. *n.* Glande génitale mâle élaborant les spermatozoïdes.

tétracoordiné. *adj.* Qualifie un élément présentant quatre liaisons chimiques de coordinance, c'est-à-dire avec cession de quatre doublets électroniques par les atomes auxquels il est lié.

tétrose. *n.* Sucre (ose) dont la molécule comporte quatre atomes de carbone.

test-cross. Technique de génétique qui permet de connaître le génotype d'un individu. Elle consiste à croiser des individus de génotype inconnu avec des individus *homozygotes* pour l'allèle récessif dont on veut tester la présence.

test fonctionnel d'allélisme ou **test de complémentation.** Expérience de génétique qui permet, en confrontant des mutants deux à deux, de déterminer si les deux gènes mutants sont allèles ou non.

test à trois points. Méthode de génétique qui permet d'établir les ordres respectifs des *loci* sur les chromosomes en analysant les fréquences de recombinaisons entre trois couples d'allèles.

testostérone. *n.* Hormone mâle sécrétée par le *tissu interstitiel* du testicule des Vertébrés; elle contrôle l'apparition des caractères sexuels secondaires et la réalisation de la *spermatogenèse.*

tétratype. *adj.* Qui renferme quatre éléments de types différents à la suite de recombinaison génétique. *Ex.* Ascospores de certains Champignons.

thalamus ou **couches optiques.** *n.* Centre de relais sensoriels correspondant aux parois latérales épaissies du *diencéphale* des Vertébrés. Cette zone est en relation ascendante avec le *télencéphale.*

thalassémie. *n.* Anémie hémolytique héréditaire de l'homme due au déficit d'une enzyme : la glucose-6-phosphate-déshydrogénase (G.6PD).

thanatocénose. *n.* Accumulation des organismes après la mort, sans qu'il y ait eu déplacement des cadavres. Lorsque cette accumulation se présente à l'affleurement, elle porte le nom d'*oryctocénose.*

thélytoque. *adj.* Qualifie la parthénogenèse ne conduisant qu'à une descendance femelle, chez les pucerons par exemple.

théorie chromosomique de l'hérédité. Théorie établie par les méthodes de la génétique formelle, selon laquelle le matériel héréditaire est localisé sur les chromosomes.

théorie de l'évolution. Théorie proposée par Darwin, selon laquelle chaque espèce provient d'une espèce préexistante qui est apparue par *mutation* et s'est adaptée à son environnement.

théorie géographique. Hypothèse proposée par Mayr pour expliquer la spéciation. Un obstacle géographique doit isoler deux populations chez lesquelles apparaîtront des modifications morphologiques, qui persisteront même si l'obstacle disparaît.

théorie stasipatrique. Hypothèse de White qui explique la spéciation par une modification de structure chromosomique pouvant produire un isolement génétique.

théorie sympatrique. Hypothèse selon laquelle la spéciation s'effectue dans une population sous l'action de facteurs éco-éthologiques qui isolent génétiquement une partie de cette population.

thermocline. *n.* Zone de transition thermique d'un milieu aquatique.

thérophyte. *n.* Plante passant l'hiver à l'état de graines en vie ralentie.

thiol. *n.* Corps organique présentant le groupement —SH, qui peut être considéré comme un groupement —OH où O est remplacé par S. Syn. *mercaptan.*

thymus. *n.* Organe juvénile des Vertébrés, qui coiffe le cœur chez les Mammifères, et joue un rôle capital dans la formation des lymphocytes.

thyroglobuline. *n.* Glycoprotéine spécifique de la glande thyroïde sécrétée par les cellules épithéliales.

tige. *n.* Axe, en principe aérien, de la plante Cormophyte. Porte des appendices, ou phyllomes, et se prolonge par la racine, qui ne porte pas de phyllomes. La racine vraie, qui prolonge la tige, peut disparaître et l'appareil radical n'être représenté que par des racines adventives.

tissu. *n.* Ensemble de cellules différenciées et spécialisées dans une même fonction. Il peut par exemple être épithélial, conjonctif, musculaire ou nerveux.

tissu conducteur. 1° Tissu (liber ou bois) assurant le transport de la sève chez les Cormophytes. 2° Tissu spécial formé au centre des styles et sur les placentas, aidant mécaniquement, mais aussi chimiquement, la progression des tubes polliniques qui, pour féconder les ovules, se déplacent dans son sein ou à sa surface, et qu'il nourrit et attire.

tissu conjonctif. Tissu constitué par des fibres noyées dans une substance fondamentale et assurant une fonction de soutien.

tissu épithélial. Tissu de revêtement recouvrant le corps ou tapissant la lumière de divers conduits (digestif, urinaire, etc.).

tissu hématopoïétique. Tissu réticulo-endothélial dans lequel se forment les cellules sanguines (hématopoïèse).

tissu interstitiel. Tissu d'origine mésenchymateuse, situé entre les *cystes* ou les *tubes séminifères* des testicules des Vertébrés, sécrétant la *testostérone.*

tissu musculaire. Tissu constitué par des cellules contractiles dont la structure peut être striée ou lisse suivant que leur contraction est volontaire ou non.

tissu nerveux. Tissu constitué par des cellules, ou *neurones,* comprenant un corps cellulaire, des *dendrites* et un *axone.*

tissu nodal. Amas de cellules musculaires spécialisées du myocarde des Oiseaux et Mammifères, responsable de l'automatisme cardiaque. Cette formation comprend le nœud sino-atrial de Keith et Flack de l'oreillette droite, le nœud d'Aschoff-Tawara du septum interauriculaire, le faisceau de His et le réseau de Purkinje.

tissu de transfusion ou **aquixylème.** Tissu partiellement lignifié des feuilles de Gymnospermes, situé au voisinage des faisceaux de bois et qui correspond au moins en partie au bois centripète ancestral.

tocophérol. *n.* Vitamine E liposoluble, connue comme antioxydant des composés insaturés et comme facteur de fécondité chez les Vertébrés et chez certains Invertébrés (Insectes).

toit dermique. Bouclier osseux qui recouvre, dorsalement et latéralement, le *neurocrâne enchondral* lors de l'évolution du *neurocrâne.*

tonofilaments. *n.* Filaments intracytoplasmiques des cellules épidermiques attachés aux desmosomes. Visibles au microscope électronique. Rapprochés en tonofibrilles visibles au microscope optique dans les cellules plus kératinisées.

tores semi-circulaires. Saillies nerveuses situées en arrière et au-dessous des *tubercules bijumeaux* et qui sont à l'origine de la paire postérieure des tubercules quadrijumeaux des Mammifères.

toundra. *n.* Végétation croissant au nord de la limite des forêts (taïga), et correspondant, dans la zonation de la végétation en latitude, à celle de l'étage alpin de la zonation en altitude.

toxine. *n.* Substance protéique, produite en général par des Bactéries, dont l'action détruit une fonction vitale chez l'organisme qui la reçoit.

traces d'activité. Méthodes indirectes d'estimation d'une population se fondant sur le nombre de plantes détruites, le nombre de terriers, la quantité de fèces, etc.

traceur. *n.* 1° Substance radioactive susceptible d'être suivie par sa radioactivité lors de son parcours à l'intérieur de l'organisme auquel on l'a administrée. 2° Atome radioactif ou isotope lourd prenant part à la constitution d'une certaine molécule, et qui pourra être suivi lors de son incorporation à d'autres molécules au cours des réactions du métabolisme.

trachéide. *n.* Cellule morte, allongée, à paroi lignifiée, présente dans le bois. Ce dernier peut être entièrement constitué de telles cellules dont les extrémités ne sont pas perforées, à la différence des cellules (articles) des vaisseaux.

trachome. *n.* Inflammation de la conjonctive par des rickettsies (Bactéries) endémiques dans certains pays chauds.

transaminase. *n.* Enzyme permettant le transfert d'une fonction amine ($-NH_2$) d'un acide aminé à un acide cétonique, notamment de l'acide aspartique et de l'alanine à l'acide α-cétoglutarique, avec production d'acide glutamique et d'acide oxaloacétique ou pyruvique.

transduction. *n.* Processus au cours duquel des gènes bactériens sont transmis d'une Bactérie à une autre par des particules virales.

transformation. *n.* Modification du patrimoine génétique d'un individu par apport artificiel d'ADN appartenant à un autre. Concerne essentiellement les Bactéries.

transformisme. *n.* Terme utilisé par les biologistes avant celui d'évolutionnisme.

transgression. *n.* Envahissement d'une région donnée par la mer.

transgression téthysienne. Avancée de la Téthys sur les terres avoisinantes : la Téthys était une mer très étendue, qui occupait l'emplacement de l'actuelle Méditerranée depuis l'ère Primaire jusqu'à la fin du Miocène.

translocation. *n.* Arrangement interchromosomique tel qu'un segment chromosomique est transféré entre deux chromosomes (homologues ou non).

transmembranaire. *adj.* Qui se produit à travers une membrane, la membrane cytoplasmique des cellules en particulier.

transpiration végétale. Perte d'eau par évaporation s'effectuant soit au travers de la cuticule des feuilles, soit par les ouvertures stomatiques des épidermes des feuilles.

transport actif. Transport de molécules ou d'ions ne s'effectuant que grâce à des activités biochimiques de la cellule et impliquant donc une dépense d'énergie par celle-ci. Le blocage des réactions permettant l'accumulation de l'énergie (respiration) arrêtera le transport actif.

trapèze. *n.* Muscle de l'épaule qui s'étend entre la région occipitale du crâne, les vertèbres cervicales et thoraciques et la scapula.

travertin. *n.* Calcaire lacustre, compact et dur, présentant des cavités remplies de calcite.

tréhalose. *n.* Ose formé de deux molécules de glucose α liées par leurs groupes réducteurs (fonctions aldéhydes). Il n'est donc pas réducteur, à la différence du maltose. Abondant chez les Insectes, mais présent aussi chez les Champignons.

tribosphénique. *adj.* **(disposition).** Du grec *tribos*, frottement, et *sphen*, coin. Disposition occlusive (de fermeture) des mâchoires d'un Mammifère, avec alternance des dents des mâchoires supérieure et inférieure.

triceps. *n.* Muscle extenseur dorsal du bras qui relie la ceinture pectorale, l'humérus et l'olécrane de l'ulna.

trijumeau. *n.* Cinquième paire de nerfs crâniens des Vertébrés dont chaque élément se subdivise en trois ramifications innervant les muscles masticateurs.

trilobites. *n.* Classe d'Arthropodes marins, exclusivement paléozoïques, qui doivent leur nom à la subdivision longitudinale de leur corps en trois lobes.

triose. *n.* Ose dont la molécule possède trois atomes de carbone. Il s'agit de l'aldéhyde glycérique

$$HOH_2C-CHOH-CHO$$

et de son isomère, le dihydroxyacétone

$$HOH_2C-CO-CH_2OH.$$

trisomie 21. Syn. de *mongolisme*.

tritié. *adj.* Dont certains atomes d'hydrogène sont remplacés par du tritium ($_3H$) radioactif.

trochophore. *n.* Larve ciliée nageuse formée des trois feuillets embryonnaires, caractéristique des Annélides et des Mollusques.

trompe de Fallope. Syn. d'*oviducte* chez les Mammifères.

trophectoderme ou **trophoblaste.** *n.* Formation périphérique de la blastula des Mammifères qui sera à l'origine des *annexes embryonnaires,* en particulier du *placenta.*

trophique. *adj.* Qui concerne la nutrition.

trophoblaste ou **trophectoderme.** *n.* Au stade morula, assise cellulaire externe de la cavité dans laquelle l'embryon se localise dans le bouton embryonnaire (Mammifères).

trou de Botal ou **foramen ovale.** Perforation mettant en communication les deux oreillettes du cœur de l'embryon des Oiseaux et des Mammifères. S'oblitère à la naissance, permettant ainsi l'acquisition d'une double circulation.

trou occipital ou **foramen magnum.** Orifice postérieur de la boîte crânienne qui permet le passage de la moelle épinière.

trypanosomiase. *n.* Maladie due à un Protozoaire flagellé, le trypanosome. *Ex.* Maladie du sommeil chez l'homme.

tube criblé. « Vaisseau » du liber, formé de cellules allongées empilées, séparé par des parois perforées (cribles) et ayant conservé un cytoplasme modifié ainsi que, souvent, un noyau dégénéré.

tube floral. Structure en tube, terminée par les sépales et les pétales, souvent aussi les étamines, qu'elle porte au moins intérieurement. Uni ou non à l'ovaire. Formé par la soudure des régions inférieures des pièces qui le terminent, ou par une excroissance en tube de l'axe floral.

tube neural. Ébauche nerveuse due à la soudure des bourrelets neuraux de la *gouttière neurale.*

tube pollinique. Tube produit par la protrusion du contenu du grain de pollen lors de sa germination. Circule dans ou sur le tissu conducteur. Contient les gamètes mâles et va les déposer jusque dans une synergide du sac embryonnaire des ovules, d'où ils pourront féconder l'oosphère et la cellule centrale de ce dernier.

tube séminifère. Tube des testicules des Vertébrés amniotes dans la paroi duquel s'effectue, de la base vers la lumière du tube, la maturation des spermatozoïdes entre les *cellules de Sertoli.*

tubes urinifères ou **néphron** ou **tubes néphritiques.** Tubes constitutifs du rein des Vertébrés au niveau desquels se fait la filtration du sang à partir des *glomérules de Malpighi.*

tubercule. *n.* Toute portion renflée (*ex.* base d'un poil), toute formation tubérisée qui peut être formée par une racine ou une tige.

tubercule de Darwin. Petite protubérance du lobe de l'oreille considérée comme un caractère atavique qui réapparaît parfois chez l'homme.

tubercules quadrijumeaux. Formations provenant du dédoublement des deux lobes optiques chez les Mammifères.

tuf . *n.* Pierre tendre et poreuse, qui peut être soit *calcaire* (déposée à la sortie au jour d'eaux souterraines riches en carbonates), soit d'origine *volcanique* (formée de cendres ultérieurement consolidées).

tumeur. *n.* Amas de cellules non organisées dû à une multiplication anarchique de celles-ci. On distingue les tumeurs bénignes, bien localisées, et les tumeurs malignes, ou cancers, qui envahissent les tissus voisins.

turgescence. *n.* Augmentation de volume d'une cellule due à l'accumulation d'une quantité d'eau qui dépend de la résistance de la paroi squelettique cellulaire. L'entrée de l'eau est due elle-même à la pression osmotique déterminée par la concentration du contenu de la cellule.

turn-over. *n.* 1° Rapport de la quantité de substance détruite ou synthétisée en remplacement dans un temps donné, à la masse totale de substance qui demeure stable.

tympan. *n.* Membrane tendue en travers du conduit auditif et qui sépare l'oreille moyenne de l'oreille externe.

typage lysotypique. Procédé d'identification des Bactéries en fonction de leur sensibilité vis-à-vis de *bactériophages* connus.

typhus exanthématique. Maladie virale transmise par les poux. Elle débute par un exanthème (taches rosées sur tout le corps) suivi d'une fièvre et d'un délire. Dans les cas graves (25 % de mortalité), elle se complique et peut provoquer des gangrènes ou des défaillances cardiaques.

typologie. *n.* Étude scientifique des produits de l'industrie humaine. Elle consiste à analyser et à classer ces objets en fonction des techniques et des méthodes qui ont servi à leur fabrication.

U

ultramicroscope. *n.* Microscope où l'observateur ne reçoit pas directement la lumière qui sert à éclairer la préparation, mais seulement la lumière diffractée par les particules de celle-ci. Cette lumière peut être visible sur fond noir même si en lumière blanche les particules sont invisibles. On peut ainsi déceler leur présence, mais non étudier leur forme.

unifacial. *adj.* Qui présente une seule face apparente, très généralement la face dorsale. Se dit d'une portion d'un appendice (phyllome) d'une plante vasculaire, qui peut parfois représenter la presque totalité de ce phyllome.

unité structurale. Type de capside virale monomère, c'est-à-dire formée d'une seule protéine.

upwelling. *n.* Remontée des eaux marines sous-jacentes plus froides et plus riches en matière nutritives par suite du déplacement vers le large des eaux superficielles.

urate. *n.* Sel de l'acide urique, substance azotée à noyau purique, qui provient de l'oxydation des bases puriques. L'acide urique (trioxypurine) n'est pas un véritable acide, mais l'H de deux de ses trois hydroxyles est remplaçable par des cations. Formé abondamment par les Reptiles et les Oiseaux.

urée. *n.* Substance organique azotée présente dans le sang et éliminée par le rein, de formule $CO^{-}(NH_2)_2$. Provient du catabolisme des substances azotées (protéines).

uretère. *n.* Canal de l'appareil urinaire des Vertébrés qui conduit l'urine des reins à la vessie; l'urètre la conduisant de la vessie à l'orifice extérieur.

uretère primaire. Syn. de *canal de Wolff.*

urodèles. *n.* Ordre des Amphibiens dont les représentants conservent leur queue à l'état adulte. *Ex.* La salamandre.

utérus. *n.* Partie de l'appareil génital où débouchent les oviductes chez les femelles vivipares de Vertébrés et où se développe l'embryon.

utérus bicorne. Utérus réduit à une cavité ou corps utérin. *Ex.* Chez les Artiodactyles, Périssodactyles...

utérus biparti. Utérus séparé en deux parties par une cloison partielle qui s'ouvre dans le vagin par un seul col utérin. *Ex.* Chez le hamster et le porc.

utérus duplex. Utérus formé par deux portions indépendantes s'ouvrant dans le vagin par deux cols utérins. *Ex.* Chez la lapine, la rate.

utérus simplex. Utérus indivis comportant un long corps utérin. *Ex.* Chez la femme.

utricule. *n.* Partie ventrale du labyrinthe de l'oreille interne des Vertébrés.

V

vaccin. *n.* Culture microbienne ou virale, ou toxine microbienne à virulence atténuée; inoculée à un individu, elle oblige celui-ci à fabriquer des anticorps qui le protégeront contre le microbe correspondant ou la toxine du microbe.

vaccine ou **cow-pox.** *n.* Maladie de la vache ou du cheval qui, transmise à l'homme, lui assure l'immunité variolique.

vacuole. *n.* Cavité cellulaire limitée par une membrane simple contenant un milieu aqueux, avec des enzymes, ou parfois gazeux.

vagile. *adj.* Susceptible de se déplacer.

vagin. *n.* Organe copulateur de la femelle des Mammifères permettant l'intromission du *pénis.*

vaisseau. *n.* Tube formé par la succession de cellules à paroi lignifiée dont les parois transversales sont perforées. Les vaisseaux sont l'élément essentiel du bois, du moins chez les Angiospermes. Dans une coupe transversale de tronc, ils apparaissent sous forme de pores, au niveau du bois formé chaque année au printemps, lors de la pousse des bourgeons (débourrement).

valvule connivente. Repli transversal musculaire de l'intestin des Mammifères qui augmente la surface épithéliale.

valvule spirale. Repli longitudinal, spiral, qui occupe le centre du gros intestin des Poissons (excepté celui des Téléostéens).

variabilité. *n.* Terme d'écologie désignant le nombre d'espèces animales ou végétales par unité de surface.

variation. *n.* Transformation d'un organisme sous l'effet des changements du milieu. Elle peut être individuelle (indéfinie) ou identique chez tous les individus (définie).

vascularisé. *adj.* Qui possède des vaisseaux, sanguins chez les animaux, libériens et ligneux (ou de simples trachéides) chez les plantes supérieures.

vasoconstriction. *n.* Phénomène d'origine nerveuse ou chimique qui provoque le rétrécissement des vaisseaux sanguins.

vasodilatation. *n.* Phénomène d'origine nerveuse ou chimique qui provoque une augmentation du diamètre des vaisseaux sanguins.

vaso-moteur. *adj.* Qui concerne les changements de diamètre des vaisseaux sanguins.

végétatif. *adj.* 1° En biologie végétale, qui appartient à la phase du développement antérieure à l'apparition des organes reproducteurs (fleurs). 2° En biologie animale, se dit de la vie inconsciente et non soumise à la volonté de certains organes, et des éléments nerveux qui commandent à celle-ci.

veine. *n.* Vaisseau à paroi musculo-élastique assez mince, ramenant le sang des organes au cœur.

veines vitellines. Vaisseaux conduisant le sang, chez l'embryon des Vertébrés, de la *vésicule vitelline* au cœur.

ventricule. *n.* 1° Région moyenne de l'intestin des Insectes correspondant à l'estomac (mésentéron). 2° Ventricule chylifère : estomac vrai dans lequel la digestion commence. 3° Cavité contractile du cœur, séparée de l'oreillette par des valvules.

ventricules encéphaliques. Ensemble de cavités intercommunicantes de l'encéphale des Vertébrés, remplies de liquide céphalo-rachidien.

ventricule succentorié. Voir *proventricule.*

vernalisation. *n.* Application d'une période de froid, 4 °C par exemple, à une jeune plante. Souvent nécessaire pour que le développement de celle-ci se poursuive, en particulier pour qu'elle puisse fleurir.

vert Janus. Colorant vital fixé par les mitochondries.

vésicule auditive primaire. Formation de l'embryon des Vertébrés due à l'invagination de la placode auditive (voir *placodes sensorielles*).

vésicule optique. Ébauche auditive de l'embryon.

vestibule. *n.* Portion statique de l'oreille des Vertébrés, constituée dorsalement de l'*utricule* d'où partent trois canaux semi-circulaires, et ventralement du *saccule* et de la *lagena.*

vestigial. *adj.* Chez les drosophiles (Insectes Diptères), qualifie certaines souches dont les ailes ne se développent pas.

vieux grès rouges. Formations continentales déposées au cours du Dévonien. On les connaît particulièrement en Grande-Bretagne et dans certaines régions d'Europe.

vigueur hybride. Syn. d'*hétérosis.*

vincaleucoblastine. *n.* Alcaloïde de la pervenche de Madagascar *Catharanthus roseus.* Antimitotique utilisé en hématologie.

vincristine. *n.* Alcaloïde de la pervenche de Madagascar *Catharanthus roseus.*

violet de crésyl. Colorant vital accumulé par les vacuoles.

virologie. *n.* Science qui étudie les virus.

virulence. *n.* Propriété pathogène d'un parasite.

viscosimétrie. *n.* Mesure de la viscosité d'une substance fluide. Permet de déterminer son *coefficient de viscosité.*

viscosité. *n.* Caractère d'un fluide visqueux, c'est-à-dire qui résiste au mouvement d'un corps placé en son sein. Tous les fluides ont une certaine viscosité, caractérisée par un coefficient.

vitalisme. *n.* Doctrine suivant laquelle les êtres vivants ne sont pas réductibles à l'ensemble des constituants chimiques qui les forment. La disposition de ceux-ci, qui définit l'organisation, et même pour certains penseurs l'existence d'une âme immatérielle surajoutée, sont pour les vitalistes les caractères propres du vivant.

vitellophages. *n.* Cellules provenant du blastoderme et digérant le vitellus de l'œuf des Insectes.

vitellus. *n.* Réserve nutritive de l'œuf, particulièrement développée dans l'œuf d'Oiseau.

vivipare. *adj.* Qui donne naissance à des petits vivants. *Ex.* Chez les Invertébrés, certains Vers, Mollusques et Insectes; chez les Vertébrés, les Mammifères.

vocalisation. *n.* Émission de sons de hauteurs différentes dont le rythme peut varier. Elle caractérise certains comportements animaux.

voile du palais. Chez les Mammifères, membrane qui prolonge le palais secondaire et qui rejette les choanes secondaires au-dessus de la glotte.

voûte plantaire. Soulèvement de la plante du pied humain, qui ne repose donc pas sur le sol par toute sa surface.

X

xanthophylles. *n.* Pigments jaunes ou rougeâtres voisins du carotène mais contenant des groupements —OH sur les groupes terminaux de la chaîne carbonée. Apparaissent en abondance lorsque les feuilles jaunissent.

xéromorphie. *n.* Adaptation morphologique de certains végétaux à la sécheresse. *Ex.* Les Graminées des savanes.

xérophile. *adj.* Caractérise un organisme vivant dans une zone sèche.

xérophyte. *n.* Plante vivant dans les milieux secs.

xérothermique. *adj.* Qualifie une région chaude et désertique.

xylophage. *adj.* Caractérise un Insecte qui se nourrit de bois. *Ex.* Termite.

Y - Z

ypérite. *n.* Gaz vésicant soufré de formule $S = [(CH_2)_2Cl]_2$. Type des agents alkylants antimitotiques. Les « moutardes azotées » ont été synthétisées sur son modèle. Dit aussi *gaz moutarde* du fait de son odeur. Utilisé comme gaz de combat durant la première guerre mondiale.

zéaxanthine. *n.* Sorte de xanthophylle.

zoïdogamie. *n.* Fécondation s'effectuant, chez certaines Gymnospermes, par des gamètes mâles à nombreux cils, libérés par le grain de pollen retenu dans une cavité à l'entrée de l'ovule.

zone aphotique. Zone des eaux marines où règne l'obscurité totale.

zone euphotique. Zone superficielle des eaux marines bien éclairée et au niveau de laquelle la photosynthèse est possible.

zone oligophotique. Zone moyenne des eaux marines où l'éclairement, bien qu'insuffisant pour les végétaux, existe encore.

zone trophogénique. Zone superficielle d'un lac au niveau de laquelle les plantes vertes produisent de l'oxygène en excès.

zone tropholytique. Zone profonde d'un lac où la production d'oxygène par les plantes vertes est inférieure à leur consommation.

zooplancton. *n.* Partie du plancton constituée par les animaux.

zoopédie. *n.* Science qui s'intéresse au comportement de dressage des animaux.

zygote. *n.* Syn. d'*œuf.*

zygotène. *n.* Second stade de la prophase méiotique, au cours duquel les chromosomes homologues s'apparient.

zymase. *n.* Ensemble d'enzymes de la levure de bière, considéré d'abord comme une seule substance responsable de la fermentation alcoolique.

BIBLIOGRAPHIE

BEAUMONT A., et CASSIER P., *Biologie animale, les Cordés, Anatomie comparée des Vertébrés,* Éd. Dunod, Paris, 1972. - BOUÉ H. et CHANTON R., *Zoologie,* tomes I et II, Éd. Doin, Paris, 1966. - DURAND M. et FAVARD P., *la Cellule,* Éd. Hermann, Paris, 1968. - GRASSÉ P.-P., *Traité de zoologie,* tous les tomes, Masson Éd., Paris, 1970; *Précis de zoologie,* tomes I et II, Masson Éd. - HOUILLON C., *Embryologie,* Hermann, 1967. - HUSSON R., *Glossaire de biologie animale,* Gauthiers-Villars, Paris, 1970. - KARLSON P., *Biochimie,* Doin. - MALMEJAC J., *Éléments de physiologie,* Éditions Médicales, Flammarion, Paris, 1964. - PETIT G. et PRÉVOST G., *Génétique et Évolution,* Hermann (collection). - SCHAPIRA G., *Éléments de biochimie générale,* Éditions Médicales, Flammarion, Paris, 1965. - SOUCHON C. et SOUCHON J., *Notions d'écologie,* Éditions du Dauphin. - YOUNG J. Z., *la Vie des Vertébrés,* Payot Éd., Paris.

ERRATA

Volume I

Page 16, fin de l'avant-dernier paragraphe, lire : S.G. Navachine et Guignard découvrirent la double fécondation chez les Angiospermes.

Page 16, dans la légende, lire : la réduction chromatique fut mise en évidence en 1883 par E. Van Beneden.

Page 20, légende du haut à remplacer par : A. Van Leeuwenhoek (1632-1723).

Page 26, colonne de gauche, 2e paragraphe, lire : Grâce à cette facilité de culture et à leur organisation simple de Procaryotes (et non d'*Eucaryotes*).

Page 27, colonne de droite, lire : A. Payen (1795-1781).

Page 49, schéma en bas, à gauche, inverser le sens des flèches placées au niveau des bandes bleues.

Page 51, légende du bas, lire : Action du calcium sur la fibre musculaire ; le médiateur, libéré par le nerf, pénètre dans de profondes invaginations de la fibre musculaire et permet la libération, au contact des fibrilles contractiles, du calcium précédemment accumulé dans un réseau cavitaire (système réticulaire) étroitement accolé à ces fibrilles.

Page 113, dans la légende, lire : Un dérivé de cette vitamine, le pyrophosphate de thiamine (TPP) est nécessaire à l'utilisation de l'acide pyruvique...

Page 114, dans le schéma, lire : 7 étapes $\rightarrow$ 4 H^+ + 4e^- $\downarrow$
capturés par les cytochromes
$\rightarrow$ énergie et $\downarrow$ e^- + H^+
capturé par les cytochromes $\rightarrow$ énergie.

Page 121, deux schémas du milieu à intervertir.

Page 123, 2e paragraphe, supprimer le texte avant « c'est une méthode comparative ».

Page 135, deux photos du haut à intervertir.

Page 136, légende du haut, lire : Coupe longitudinale du tissu méristématique de la racine d'ail. Ce type de cellules végétales claires et de grande taille, permet une étude facile des variations de structure du noyau.

Page 137, schéma en bas, à droite, remplacer par un 6 le 1 de gauche.

Page 168, 2e colonne, 17e ligne, lire : Cohn et Hirsch...

Page 169, deux photos couleurs à intervertir.

Page 197, ajouter, au début de la légende : La régulation de l'activité mitotique peut être étudiée *in vitro*.

Volume II

Page 89, schéma du haut, fig. 5 : par rapport aux indications inscrites sur la figure, faire tourner le dessin de 180°.

Page 97, colonne de droite du tableau, lire : cartilages branchiaux et non cartilages bronchiaux ; médulla des gonades et non médullo des gonades ; épithélium du tube digestif et non épithélum du tube digestif ; ovogonies et non orogonies.

Page 147, dans le schéma, la *musculaire de la muqueuse* appartient à la muqueuse.

Page 157, photo en bas à droite, supprimer le *N*.

Page 189, tourner le cliché en haut à gauche de 180°.

Page 189, photo en haut à droite, légende : Pronéphros de jeune têtard d'Amphibien Anoure.

Pages 190 et 191. Dessins d'après 1° Vouyouvitch et Kampmeyer ; 2° Einerby et Cowdry.

Volume III

Page 110, schéma colonne de droite, le niveau trophique I correspond en fait au niveau coloré en jaune-vert, le II à celui coloré en bleu, le III au niveau blanc, le IV, V à celui coloré en mauve.

Page 138, légende du haut, lire : Les lions, qui sont les plus importants pour l'équilibre écologique, s'attaquent à de jeunes rhinocéros, à gauche.

INDEX DES NOMS CITÉS

L'index donne tous les noms d'espèces, de genres, de familles, d'ordres et de groupements supérieurs qui figurent dans les volumes I, II et III de Biologie.

Les espèces et les genres — et exceptionnellement les groupes supérieurs — sont indiqués par leur nom latin (en italique), en général suivi du nom français (en caractères droits), lorsque ce dernier est expressément cité dans le texte. En ce cas, on trouvera le renvoi, par un astérisque, du nom français au nom latin. Des renvois ont également été utilisés pour toutes les variantes désignant un même groupe. *Ex. :*

Cuniculus taczanowskii (Stictomys taczanowskii) [paca de montagne] III - 171
Stictomys taczanowskii
* *Cuniculus taczanowskii*
paca de montagne
* *Cuniculus taczanowskii*

Les familles, les ordres et les groupements supérieurs sont mentionnés soit par leur nom latin, suivi éventuellement par leur nom français, soit uniquement par leur nom latin si celui-ci figure seul dans l'ouvrage.

On trouvera en outre dans l'index les différents termes d'anatomie, de morphologie, de physiologie, de chimie, etc., figurant dans les trois volumes de Biologie.

En ce qui concerne les composés chimiques recensés, l'index comprend leurs abréviations, leurs dénominations françaises et, éventuellement, anglaises.

La référence est donnée par l'indication du volume I, II ou III en chiffres romains et du numéro de la page où se trouve la citation, suivi, le cas échéant, des lettres *a* ou *b*, indiquant respectivement la colonne de gauche et la colonne de droite de chaque page.

Les références sont données, pour les illustrations, par le numéro de la page en caractères gras, et, pour le texte, par le numéro de la page en caractères maigres pour une simple citation, et en italique pour un développement plus complet.

ABRÉVIATIONS

cl.	classe	gen.	genre	*sp.*	espèce
fam.	famille	ord.	ordre	var.	variété

A

B

C

D

E

H

I

J

K

L

M

N

O

P

Q

R

S

T

U

V

X

Y

Z